



**HAL**  
open science

# Analyse de la dynamique pluriannuelle des assemblages d'espèces de carabes en réponse à l'évolution du paysage et de sa gestion

Paul Savary

## ► To cite this version:

Paul Savary. Analyse de la dynamique pluriannuelle des assemblages d'espèces de carabes en réponse à l'évolution du paysage et de sa gestion. Biodiversité et Ecologie. 2017. hal-02787679

**HAL Id: hal-02787679**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02787679v1>**

Submitted on 5 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

---

Analyse de la dynamique pluriannuelle des assemblages d'espèces de carabes en  
réponse à l'évolution du paysage et de sa gestion

---



*Mémoire de dominante d'approfondissement Gestion des Milieux Naturels*

*Photographie prise par Paul SAVARY le 12 avril 2017 dans  
le réseau A de la Zone Atelier Armorique, Ile et Vilaine*

AgroParisTech  
Centre de Nancy  
14, rue Girardet  
54 000 NANCY

INRA - UMR BAGAP  
Biodiversité Agroécologie  
et Aménagement du Paysage  
65, rue de Saint Briec  
35 000 RENNES

---

Analyse de la dynamique pluriannuelle des assemblages d'espèces de carabes en  
réponse à l'évolution du paysage et de sa gestion

---

*Mémoire de dominante d'approfondissement **Gestion des Milieux Naturels***



# Résumés

## Résumé

Les paysages bocagers se caractérisent par une hétérogénéité spatio-temporelle liée aux choix de production et de gestion des bordures de parcelles faits par les agriculteurs. L'évolution des paysages agricoles et la dynamique pluriannuelle des assemblages d'espèces sont rarement étudiées simultanément. J'ai émis l'hypothèse que la simplification du paysage et la moindre gestion des bordures avaient homogénéisé les assemblages d'espèces. Des carabes ont été piégés entre 2007 et 2015 au sein de 30 bordures de parcelles situées dans trois secteurs de la Zone Atelier Armorique à densité bocagère contrastée. Les pratiques de gestion des bordures et l'occupation du sol de la zone d'étude étaient connues chaque année. J'ai mesuré l'hétérogénéité et les trajectoires d'évolution des bordures en termes de gestion et de paysage dans leurs alentours. En parallèle, j'ai étudié l'évolution au cours du temps de l'activité-densité, de la richesse spécifique et de la similarité de composition des assemblages. Enfin, j'ai cherché un lien entre les tendances observées. Les surfaces de prairies ont diminué au cours du temps mais cette tendance n'est pas généralisable à tous les secteurs. De plus, les différences entre les contextes paysagers dans lesquels se trouvent les bordures se sont amplifiées au cours du temps. La gestion des bordures a quant à elle peu évolué. La richesse spécifique et l'activité-densité ont diminué dans les paysages qui se sont le plus modifiés. Là où l'hétérogénéité du paysage a augmenté, les différences de composition spécifique entre les différentes bordures ont également augmenté. Néanmoins, les espèces de carabes répondent à l'évolution du paysage et de sa gestion de façon différente selon leur taille, le secteur et l'échelle à laquelle le paysage est décrit. Le suivi écologique à long terme apparaît donc essentiel à la compréhension de la dynamique des espèces dans les paysages agricoles.

## Abstract

Hedgerow landscapes' spatio-temporal heterogeneity is linked to the choices that farmers make in terms of production and field boundaries management. Agricultural landscapes' evolution and species assemblages' long-term dynamics are seldom studied simultaneously. I hypothesized that landscape simplification and a lesser field boundaries management had homogenized species assemblages. Carabid beetles were trapped from 2007 to 2015 in 30 field boundaries located in three sectors of contrasted hedgerow density in the Zone Atelier Armorique. Field boundaries management practices and study site land use were followed yearly. I measured field boundaries heterogeneity and trajectories in terms of management and surrounding landscape. I also studied the evolution through time of activity-density, species richness and assemblages composition similarity. Then, I sought to link the observed trends. Grassland areas decreased through time but this trend was not common among all sectors. Moreover, differences between landscape contexts in which field boundaries were located increased through time. Field boundaries management have not changed much. Species richness and activity-density decreased in areas where landscape showed most changes. Where landscape heterogeneity increased, specific composition differences between field boundaries also increased. However, carabid beetle species show different responses to landscape and field boundaries management evolutions according to their body size, the sector and the scale at which landscape is described. Long-term ecological survey appears essential to understand species dynamics in agricultural landscapes.

## Resumen

Los paisajes de "bocage" se destacan por su heterogeneidad espacial y temporal, la cual está vinculada a las decisiones de los agricultores en términos de producción y de gestión de los bordes de parcelas. Raramente la evolución de los paisajes agrícolas es estudiada de manera simultánea a la dinámica de los ensambles de especies en el transcurso de varios años. Se plantea la hipótesis de que la simplificación del paisaje aunada a la disminución de la gestión de los bordes de parcelas, influyen en la homogeneización de los ensambles de especies. Para este estudio, distintos tipos de carábidos fueron capturados entre 2007 y 2015. Las muestras se llevaron a cabo en 30 bordes de parcelas. Estos bordes se encuentran localizados en diferentes sectores de la Zone Atelier Armorique, los cuales presentan un contraste en la densidad de setos. Asimismo, cada año se cuenta con información sobre la ocupación del suelo y las prácticas de gestión en los bordes de parcelas. Se midió la heterogeneidad y las trayectorias de evolución de los bordes de parcelas en términos de prácticas de gestión y de paisaje contiguo. Paralelamente, se estudió la evolución temporal de la actividad-densidad, de la riqueza específica y de la similitud de composición de los ensambles de carábidos. Finalmente, se intentó establecer un vínculo entre las tendencias observadas. La superficie de las praderas disminuyó con el tiempo pero esta tendencia no se puede generalizar para todos los sectores. Además, las diferencias entre los contextos paisajísticos en los cuales se ubican los bordes han ido aumentando con el tiempo. Al mismo tiempo, la gestión de los bordes no muestra una evolución considerable. La riqueza específica y la actividad-densidad disminuyeron en los paisajes que sufrieron más modificaciones. Cuando la heterogeneidad del paisaje aumentó, las diferencias de composición específica entre los diferentes bordes también aumentaron. Sin embargo, las especies de carábidos responden a la evolución del paisaje y de las prácticas de gestión de manera distinta según su tamaño corporal, el sector y la escala a la que es descrito el paisaje. El seguimiento ecológico a largo plazo se revela esencial para la comprensión de la dinámica de las especies en los paisajes agrícolas.

# Engagement de non plagiat

*Direction de l'enseignement et de la vie étudiante*



## Principes

- Le plagiat se définit comme l'action d'un individu qui présente comme sien ce qu'il a pris à autrui.
- Le plagiat de tout ou parties de documents existants constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée.
- Le plagiat concerne entre autres : des phrases, une partie d'un document, des données, des tableaux, des graphiques, des images et illustrations.
- Le plagiat se situe plus particulièrement à deux niveaux : ne pas citer la provenance du texte que l'on utilise, ce qui revient à le faire passer pour sien de manière passive. Recopier quasi intégralement un texte ou une partie de texte, sans véritable contribution personnelle, même si la source est citée.

## Consignes

- Il est rappelé que la rédaction fait partie du travail de création d'un rapport ou d'un mémoire, en conséquence lorsque l'auteur s'appuie sur un document existant, il ne doit pas recopier les parties l'intéressant mais il doit les synthétiser, les rédiger à sa façon dans son propre texte.
- Vous devez systématiquement et correctement citer les sources des textes, parties de textes, images et autres informations reprises sur d'autres documents, trouvés sur quelque support que ce soit, papier ou numérique en particulier sur internet.
- Vous êtes autorisés à reprendre d'un autre document de très courts passages in extenso, mais à la stricte condition de les faire figurer entièrement entre guillemets et bien sûr d'en citer la source.



## Sanctions

- En cas de manquement à ces consignes, la DEVE/le correcteur se réservent le droit d'exiger la réécriture du document sans préjuger d'éventuelles sanctions disciplinaires.

## Engagement

Je soussigné Paul SAVARY, reconnais avoir lu et m'engage à respecter les consignes de non plagiat.

A Rennes, le 6 août 2017.

**Signature :**

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Paul Savary", written in a cursive style.

# Remerciements

Ce mémoire est rédigé à la première personne. Pourtant, je n'aurais absolument pas été en mesure de réaliser ce travail seul. La liste des personnes que je souhaite remercier est donc très longue.

Je remercie tout d'abord mes maîtres de stage, Stéphanie AVIRON, Audrey ALIGNIER et Jacques BAUDRY. Ils sont à l'initiative de ce stage et je les remercie de m'avoir permis de le réaliser. Leurs conseils, leurs commentaires et leurs idées m'ont aidé à mieux construire mon raisonnement. Ils m'ont permis de progresser sous bien des aspects. Je les remercie donc pour le temps qu'ils y ont investi et pour la véritable formation au monde de la recherche qu'ont constituée ces 6 mois.

Je remercie Jean-Luc ROGER pour l'immense travail qu'il réalise sur les carabes et pour tout ce qu'il m'a appris sur ces insectes et sur bien d'autres sujets. J'ai énormément apprécié être son "camarade" de bureau durant ces 6 mois.

Je remercie Gérard SAVARY pour le travail qu'il accomplit lors du piégeage et de l'identification des carabes. Sa bonne humeur et sa connaissance de l'agriculture ont rendu nos sorties sur le terrain ensemble (entre homonymes) très agréables.

Un grand merci également à Christophe CODET pour son travail de suivi des pratiques de gestion des bordures et pour les informations qu'il m'a données sur les exploitations de la zone d'étude.

Je tiens à faire remarquer que sans le travail de Jean-Luc, Gérard, Christophe et de tous les stagiaires qui les aident chaque année, je n'aurais pas disposé d'un jeu de données aussi intéressant à analyser. Un grand merci à eux tous pour la qualité de leur travail et le soin qu'ils y apportent.

Je remercie Alexandre JOANNON pour sa confiance et son soutien.

Je dois un très grand merci à tous les stagiaires, CDD ou doctorants que j'ai rencontrés à BAGAP. Merci à Mathilde, Lily, Alejandro, Audrey P., Ninon, Solène, Elisa, Lola, Marguerite, Audrey M., Hélène et Charlotte pour les conversations qu'on a eues ensemble, pour les nombreuses sorties en dehors du travail et pour leur grain de folie.

Je remercie également toutes les personnes que j'ai cotoyées au sein de l'UMR durant ces 6 mois : Alexandra, Ghislaine, Claudine, Hugues, Pierline, Bénédicte, Bernadette et Gilles.

Merci à mon enseignant tuteur, Bruno FERRY, pour son aide tout au long du stage.

Merci à Nadia MICHEL d'avoir accepté d'évaluer mon travail en tant que personne extérieure.

Je remercie l'ensemble des personnes impliquées dans l'animation de la Zone Atelier Armorique.

Enfin, je remercie infiniment toutes les personnes qui m'ont entendu, et même parfois longtemps écouté, parler de carabes, de statistiques, de bordures de parcelles et de mon stage en général durant ces 6 mois. Elles se reconnaîtront.

# Table des matières

	Page
Résumés	i
Engagement de non plagiat	iii
Remerciements	1
Table des matières	4
Liste des figures	5
Liste des tableaux	6
Liste des sigles et abréviations	7
<b>1 Introduction</b>	<b>8</b>
1.1 La biodiversité en milieu agricole . . . . .	8
1.1.1 Impact de l'intensification agricole sur la biodiversité . . . . .	8
1.1.2 Synergies entre agriculture et biodiversité . . . . .	8
1.1.3 Des organismes sensibles aux pratiques agricoles et au contexte paysager : les coléoptères carabiques . . . . .	9
1.2 Principaux facteurs influant sur les assemblages d'espèces en milieu agricole . . . . .	9
1.2.1 Les éléments semi-naturels et leur gestion locale . . . . .	9
1.2.2 Le contexte paysager . . . . .	10
1.2.3 Effets relatifs des pratiques agricoles locales et du contexte paysager sur les assemblages d'espèces . . . . .	12
1.3 Dynamique spatio-temporelle des assemblages d'espèces en milieu agricole . . . . .	13
1.3.1 Fluctuations naturelles et intérêt du suivi à long terme . . . . .	13
1.3.2 Prise en compte du temps et de l'espace en écologie . . . . .	14
1.3.3 Métriques utilisées pour décrire les assemblages d'espèces . . . . .	14
1.4 Objectifs de l'étude et hypothèses de recherche . . . . .	15
<b>2 Matériel et méthodes</b>	<b>16</b>
2.1 Site d'étude . . . . .	16
2.2 Acquisition des données . . . . .	17
2.2.1 Sélection des bordures suivies . . . . .	17
2.2.2 Protocole de suivi des assemblages d'espèces de carabes . . . . .	17
2.2.3 Pratiques de gestion des bordures de parcelles . . . . .	18

2.2.4	Occupation du sol et métriques paysagères . . . . .	19
2.3	Analyse des données . . . . .	21
2.3.1	Variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes . . . . .	21
2.4	Analyse de l'évolution des pratiques de gestion des bordures et du paysage . . . . .	23
2.5	Effets respectifs des pratiques de gestion des bordures et du paysage sur les assemblages d'espèces . . . . .	25
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>27</b>
3.1	Évolution du paysage et des pratiques de gestion des bordures de parcelles au cours du temps . . . . .	27
3.1.1	Évolution du paysage . . . . .	27
3.1.2	Évolution des pratiques de gestion des bordures de parcelles . . . . .	32
3.2	Évolution de la richesse spécifique des assemblages d'espèces de carabes au cours du temps . . . . .	35
3.3	Évolution de la diversité $\beta$ au cours du temps . . . . .	35
3.3.1	Diversité $\beta$ spatiale . . . . .	35
3.3.2	Diversité $\beta$ temporelle . . . . .	36
3.4	Évolution de l'activité-densité des assemblages d'espèces de carabes au cours du temps . . . . .	36
3.4.1	Activité-densité totale . . . . .	36
3.4.2	Activité-densité selon la taille des espèces de carabes . . . . .	36
3.5	Effets respectifs du paysage et des pratiques de gestion des bordures de parcelles sur les assemblages d'espèces . . . . .	37
3.5.1	Effets sur la richesse spécifique des carabes . . . . .	37
3.5.2	Effets sur la diversité $\beta$ . . . . .	38
3.5.3	Effets sur l'activité-densité des assemblages d'espèces de carabes . . . . .	39
<b>4</b>	<b>Discussion</b>	<b>41</b>
4.1	Vérification des hypothèses . . . . .	41
4.1.1	Évolution du paysage et des pratiques de gestion des bordures de parcelles au cours du temps . . . . .	41
4.1.2	Évolution de la diversité des assemblages d'espèces de carabes au cours du temps . . . . .	43
4.1.3	Évolution de l'activité-densité au cours du temps . . . . .	44
4.1.4	Renouvellement des assemblages d'espèces au cours du temps . . . . .	46
4.1.5	Effets respectifs du paysage et des pratiques de gestion des bordures de parcelles sur les assemblages d'espèces de carabes . . . . .	46
4.2	Questions méthodologiques et perspectives de recherche . . . . .	47
4.2.1	Originalité et limites des méthodes utilisées . . . . .	47
4.2.2	Perspectives de recherche . . . . .	47
4.3	Implications pour la gestion des paysages agricoles . . . . .	48
<b>5</b>	<b>Conclusion</b>	<b>50</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>58</b>
	<b>Liste des contacts</b>	<b>59</b>

<b>Table des annexes</b>	<b>60</b>
<b>A Les coléoptères carabiques</b>	<b>61</b>
<b>B La diversité <math>\beta</math></b>	<b>63</b>
B.1 Définition et principe de la diversité $\beta$ . . . . .	63
B.2 Indices développés pour l'évaluer . . . . .	64
B.3 Partition de la diversité $\beta$ . . . . .	65
B.3.1 Principe . . . . .	65
B.3.2 Indices développés . . . . .	65
B.4 Autres indices de diversité $\beta$ . . . . .	67
B.5 Choix relatifs à l'évaluation de la diversité $\beta$ réalisée dans le cadre de cette étude . . .	68
<b>C Présentation détaillée de l'analyse triadique partielle (ATP)</b>	<b>69</b>
C.1 Objectif de l'analyse triadique partielle (ATP) . . . . .	69
C.2 Mise en œuvre de l'ATP . . . . .	69
C.2.1 Étape d'interstructure et calcul du compromis . . . . .	69
C.2.2 Analyse du compromis . . . . .	71
C.2.3 Analyse de la reproductibilité du compromis . . . . .	71
C.3 Choix relatifs aux ATP réalisées dans le cadre de cette étude . . . . .	72
<b>D Corrélations entre métriques paysagères et entre variables décrivant les pratiques de gestion</b>	<b>73</b>
<b>E Corrélations entre les variables synthétiques obtenues par ATP et les variables décrivant le contexte paysager ou les pratiques de gestion dans chaque réseau</b>	<b>76</b>
<b>F Résultats des analyses triadiques partielles (ATP) - Compléments</b>	<b>78</b>
F.1 Analyse triadique partielle des métriques paysagères à 500 m . . . . .	78
F.2 Analyse triadique partielle des métriques paysagères à 50 m . . . . .	81
F.3 Analyse triadique partielle des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures	81
<b>G Évolution de l'intensité de gestion des bordures échantillonnées</b>	<b>83</b>
<b>H Évolution au cours du temps des variables décrivant les assemblages d'espèces - Compléments</b>	<b>84</b>
<b>I Effets des variables synthétiques issues des ATP sur les variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes - Compléments</b>	<b>87</b>

# Table des figures

2.1	Situation géographique de la ZAA et des trois réseaux . . . . .	16
2.2	Localisation des bordures de parcelles échantillonnées . . . . .	17
2.3	Installation des pots-pièges dans une bordure de parcelle . . . . .	18
2.4	Principe de l'analyse triadique partielle . . . . .	24
3.1	ATP des métriques paysagères à 500 m - Projection des bordures et variables du compromis . . . . .	27
3.2	Évolution de l'occupation du sol dans les trois réseaux . . . . .	28
3.3	ATP des métriques paysagères à 500 m - Reproductibilité du compromis . . . . .	29
3.4	ATP des métriques paysagères à 50 m - Projection des bordures et variables du compromis . . . . .	31
3.5	ATP des métriques paysagères à 50 m - Reproductibilité du compromis . . . . .	32
3.6	ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures - Projection des bordures et variables du compromis . . . . .	33
3.7	ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures - Reproductibilité du compromis . . . . .	34
3.8	Évolution de l'activité-densité des très petites espèces au cours du temps . . . . .	37
A.1	Variabilité morphologique des espèces de carabes . . . . .	61
B.1	Comparaison de la diversité $\beta$ spatiale et de la diversité $\beta$ temporelle . . . . .	64
B.2	Principe de la partition de la diversité $\beta$ et exemple numérique . . . . .	66
F.1	ATP des métriques paysagères à 500 m - Reproductibilité du compromis - Bordures . . . . .	78
F.2	ATP des métriques paysagères à 500 m - Reproductibilité du compromis - Variables . . . . .	79
F.3	ATP des métriques paysagères à 500 m - Trajectoires de bordures particulières . . . . .	79
F.4	ATP des métriques paysagères à 500 m - Trajectoires de toutes les bordures . . . . .	80
F.5	ATP des métriques paysagères à 50 m - Trajectoires de toutes les bordures . . . . .	81
F.6	ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures - Interstructure . . . . .	81
F.7	ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures - Trajectoires de toutes les bordures . . . . .	82
G.1	Évolution de l'intensité de gestion des bordures échantillonnées de 2007 à 2015 . . . . .	83

# Liste des tableaux

2.1	Pratiques de gestion des bordures de parcelles . . . . .	19
2.2	Métriques paysagères calculées . . . . .	20
2.3	Description des classes de taille des différentes espèces de carabes . . . . .	21
2.4	Variables intégrées dans les analyses triadiques partielles réalisées . . . . .	25
2.5	Variables construites à partir des analyses triadiques partielles . . . . .	25
2.6	Variables explicatives intégrées aux modèles . . . . .	26
3.1	Description de la gestion des bordures selon la pratique de gestion et le réseau . . . . .	33
3.2	Évolution au cours du temps des variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes	35
3.3	Synthèse des résultats de la modélisation de l'effet des variables obtenues lors des ATP sur les assemblages d'espèces de carabes . . . . .	38
D.1	Corrélations entre les variables issues des ATP et les variables brutes utilisées dans les ATP . . . . .	75
E.1	Corrélations entre toutes les métriques paysagères ou les pratiques de gestion et les variables issues des ATP . . . . .	76
H.1	Nom et activité-densité des espèces piégées durant la période d'étude . . . . .	84
H.2	Résultats des modèles de l'évolution au cours du temps des variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes . . . . .	86
I.1	Effets des variables synthétiques issues des ATP sur les variables décrivant les assem- blages d'espèces de carabes . . . . .	88

# Liste des sigles et abréviations

**ACP** : Analyse en Composantes Principales

**AIC** : Akaike Information Criterion

**ATP** : Analyse Triadique Partielle

**PAC** : Politique Agricole Commune

**STATICO** : Structuration des Tableaux A Trois Indices et Co-inertie

**STATIS** : Structuration des Tableaux A Trois Indices de la Statistique

**ZAA** : Zone Atelier Armorique



# 1. Introduction

## 1.1 La biodiversité en milieu agricole

### 1.1.1 Impact de l'intensification agricole sur la biodiversité

Les terres dédiées à l'agriculture couvrent près de la moitié du territoire de l'Union Européenne (Foley *et al.*, 2005; Stoate *et al.*, 2009). Bien que les paysages agricoles soient en grande partie façonnés par l'Homme, ils hébergent une part importante de la biodiversité globale (Pimentel *et al.*, 1992; Tschardtke *et al.*, 2005). En effet, en Europe, on estime que 50 % des espèces dépendent des habitats associés aux milieux agricoles (Stoate *et al.*, 2009).

A partir des années 1950, afin d'augmenter rapidement la productivité de l'agriculture, les systèmes agricoles ont fortement évolué. Le terme "intensification agricole" recouvre plusieurs aspects de cette évolution (Benton *et al.*, 2003; Tschardtke *et al.*, 2005). D'une part, à l'échelle de la parcelle, l'intensification s'est notamment traduite par un recours plus important aux intrants tels que les engrais synthétiques et les pesticides (Robinson et Sutherland, 2002). D'autre part, à l'échelle du paysage, elle a entraîné, entre autres, une spécialisation des régions agricoles pour un type de production ainsi que l'agrandissement des parcelles et l'arasement des haies accompagnant la mécanisation de l'agriculture (Tschardtke *et al.*, 2005). Les paysages se sont alors homogénéisés (Burel *et al.*, 2008). Néanmoins, cette évolution n'a pas eu lieu de façon homogène, certaines régions ayant au contraire fait l'objet d'une déprise agricole à partir des années 1990 (Zanten *et al.*, 2014).

Globalement, l'évolution des systèmes agricoles a entraîné une érosion de la biodiversité durant la seconde moitié du siècle dernier (Benton *et al.*, 2003; Gámez-Virués *et al.*, 2015). Selon Robinson et Sutherland (2002), dans les espaces agricoles d'Europe, les effectifs de la moitié des espèces de plantes, d'un tiers des espèces d'insectes et de près de 80 % des espèces d'oiseaux ont enregistré une baisse durant cette période.

### 1.1.2 Synergies entre agriculture et biodiversité

Il est nécessaire de freiner ce déclin de la biodiversité dans les agro-écosystèmes car les écosystèmes riches en espèces sont généralement plus stables (Cardinale *et al.*, 2012). La production de biomasse par exemple y varie moins au cours du temps (Cardinale *et al.*, 2012). En effet, lorsque la richesse spécifique est importante, il est plus probable que plusieurs espèces assurent la même fonction. On parle alors de redondance fonctionnelle (Lawton et Brown, 1994). Ces espèces peuvent réagir de façon différente aux changements environnementaux (Elmqvist *et al.*, 2003) et il y a donc plus de chance qu'au moins une espèce parmi celles qui assurent la même fonction maintienne sa population lors d'une perturbation telle qu'un aléa climatique. Aussi, la stabilité de l'écosystème dépendrait plus de

la redondance fonctionnelle que de la richesse spécifique en elle-même (Diaz et Cabido, 2001; McCann, 2000). En milieu agricole, les espèces animales assurent des fonctions telles que la pollinisation ou le contrôle biologique des ravageurs des cultures (Power, 2010), souvent considérées comme des services écosystémiques contribuant aux activités agricoles (Swift *et al.*, 2004; Tscharrntke *et al.*, 2005).

Face à cet enjeu, des politiques publiques telles que la Politique Agricole Commune (PAC) de l'Union Européenne accordent des aides aux agriculteurs pour qu'ils adaptent leurs systèmes agricoles dans le but de conserver la biodiversité agricole. Néanmoins, ces mesures évoluent à chaque nouvelle réforme et pour qu'elles portent leurs fruits, il est nécessaire de mieux comprendre quels sont les facteurs qui déterminent la dynamique de la biodiversité agricole à l'échelle de la parcelle mais aussi à l'échelle plus large du paysage.

### **1.1.3 Des organismes sensibles aux pratiques agricoles et au contexte paysager : les coléoptères carabiques**

En raison de leur contribution aux services écosystémiques, les coléoptères carabiques (Annexe A) ont fait l'objet de nombreux travaux en agro-écologie. En effet, au sein des communautés de carabes, certaines espèces jouent le rôle d'auxiliaires des cultures et contribuent au contrôle biologique en consommant des phytophages des cultures ou des graines de plantes adventices (Kromp, 1999). En outre, quel que soit le trait fonctionnel considéré, les différentes espèces de carabes présentent une grande variabilité. Cette diversité de traits les rend sensibles, d'une part, à la qualité des habitats semi-naturels et aux pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle (Kromp, 1999; Labruyere *et al.*, 2016), et d'autre part, au réseau d'éléments semi-naturels et au contexte paysager à une échelle plus large (Burel, 1989; Trichard *et al.*, 2013). Ainsi, ils peuvent contribuer à la compréhension des facteurs déterminant la biodiversité à ces deux échelles et font l'objet de la présente étude.

## **1.2 Principaux facteurs influant sur les assemblages d'espèces en milieu agricole**

### **1.2.1 Les éléments semi-naturels et leur gestion locale**

Dans les paysages agricoles, les parcelles sont la plupart du temps séparées par des éléments semi-naturels tels que des haies arborées ou arbustives et des bordures ou talus enherbés. Les bordures de parcelles hébergent de nombreuses espèces végétales et animales (Marshall et Moonen, 2002; Maudsley, 2000). Certaines espèces animales y réalisent l'intégralité de leur cycle de vie alors que d'autres les utilisent en tant qu'habitats complémentaires. Au sein des communautés de carabes, certaines espèces se reproduisent ou hibernent au niveau des bordures de parcelles mais effectuent le reste de leur cycle de vie dans les parcelles cultivées (Thomas *et al.*, 2002). Ce sont généralement des espèces de carabes inféodées aux cultures, mobiles, de petite taille et qui tolèrent la perturbation de leurs habitats (Ribera *et al.*, 2001). D'autre part, Labruyere *et al.* (2016) ont montré l'intérêt des bordures de parcelles en tant que refuges temporaires pour certaines espèces inféodées aux cultures lorsque le couvert n'est pas encore en place ou après les récoltes. À l'inverse, les espèces de carabes forestières, souvent de grande taille et peu mobiles, tolèrent mal les perturbations (Blake *et al.*, 1994). En milieu agricole, les bordures de parcelles offrent des habitats stables à ces espèces. Les communautés de carabes des bordures de parcelles ont donc la particularité d'héberger à la fois des espèces des cultures et des espèces forestières (Burel, 1989; Burel *et al.*, 1998). Fournier et Loreau (1999) ont observé une richesse

spécifique plus élevée au niveau des bordures que dans les parcelles, mais l'inverse peut se produire également (DufLOT *et al.*, 2015).

Par ailleurs, les haies et autres types de bordures jouent des rôles agronomiques importants, en limitant par exemple l'érosion des sols et en tant que brise-vents (Marshall et Moonen, 2002). Elles limitent également le ruissellement des pesticides et tamponnent les inondations. Dans des régions de bocage telles que le nord-ouest de la France, les haies contribuent à l'identité culturelle associée aux paysages et étaient importantes pour l'approvisionnement en bois (Baudry *et al.*, 2000). Ainsi, dans ces régions, elles font traditionnellement l'objet d'une gestion (Lotfi *et al.*, 2010).

Certains auteurs ne les considèrent pas seulement comme des habitats semi-naturels mais comme faisant entièrement partie des activités agricoles (Alignier et Aviron, *in press*). Une combinaison de différentes pratiques, telles que le pâturage des bordures ou l'émondage des strates arborées, crée de l'hétérogénéité dans la structure des habitats (Maudsley, 2000). Cela modifie la composition et la physionomie de la végétation (Burel, 1996), ce qui affecte notamment les conditions microclimatiques (Deckers *et al.*, 2004; Forman et Baudry, 1984; Griffiths *et al.*, 2008). Or, chaque espèce occupe une niche écologique, i.e. un ensemble d'habitats adaptés à ses traits écologiques. L'influence des pratiques de gestion sur la structure des habitats les apparente à des filtres environnementaux. Elles sélectionnent les espèces dont la niche écologique est reproduite au niveau des bordures en fonction de leurs traits écologiques. Les travaux concernant l'influence de la gestion des bordures de parcelles sur la biodiversité sont peu nombreux et concernent principalement les communautés végétales. Par exemple, Staley *et al.* (2013) ont montré qu'à long terme l'absence de gestion des haies sélectionnait les plantes tolérant l'ombre. D'autre part, l'utilisation d'herbicide au niveau des bordures favoriserait les plantes annuelles alors que le pâturage profiterait aux plantes pérennes (Le Cœur *et al.*, 2002). Au sein des communautés de carabes, l'absence de gestion des bordures favoriserait certaines espèces telles qu'*Abax parallelepipedus* ou *Leistus terminatus* (Eyre *et al.*, 2016a), souvent associées aux habitats forestiers.

Ces dernières années, la fréquence de la gestion des haies a eu tendance à diminuer. Par exemple, depuis les années 1960, en France, le volume de bois par kilomètre de haies a augmenté en raison d'un sous-entretien (Pointereau, 2002). De même, en Bretagne, la fréquence de la taille des haies a diminué (Lotfi *et al.*, 2010). Selon Alignier et Baudry (2015), cela pourrait s'expliquer dans cette région par le fait qu'avec l'augmentation de la taille des exploitations et la diminution de la main d'œuvre, les agriculteurs consacrent moins de temps à l'entretien des bordures. Cependant, les aides financières versées dans le cadre de la PAC incitent les agriculteurs à préserver et entretenir les bordures de parcelles. Ces dernières années, cela pourrait avoir localement inversé la tendance à la moindre fréquence de gestion des bordures de parcelles. Les conséquences de l'évolution de la gestion des bordures sur la biodiversité sont méconnues et méritent que l'on s'y intéresse dans un tel contexte.

### 1.2.2 Le contexte paysager

En prenant en compte la dynamique des paysages et des éléments qui les composent à différentes échelles spatiales et temporelles, l'écologie du paysage offre un cadre d'analyse pertinent des processus écologiques.

## Le réseau d'éléments semi-naturels

La théorie "tache-matrice", selon laquelle la distribution des espèces dépend de la position de taches d'habitats au sein d'une matrice homogène considérée comme neutre ou hostile, a longtemps dominé les travaux d'écologie du paysage (Wiens, 2009). Dans les espaces agricoles, cela a notamment conduit à opposer les éléments semi-naturels et les espaces cultivés. En effet, les éléments semi-naturels, tels que les bordures de parcelles, forment un réseau qui peut contribuer à la connectivité écologique, i.e. la facilité avec laquelle des espèces se déplacent entre plusieurs taches de ressources dans le paysage selon leurs traits écologiques (Kindlmann et Burel, 2008). Par exemple, des espèces de carabes forestiers utilisent les haies bocagères comme des corridors écologiques pour se déplacer entre différentes taches de forêt (Petit et Burel, 1998). La richesse spécifique de ces espèces de carabes peu mobiles est plus faible dans les paysages aux réseaux d'éléments semi-naturels peu denses (Burel *et al.*, 1998; Hendrickx *et al.*, 2009). Dans ce cas, la richesse spécifique totale des communautés de carabes peut néanmoins être aussi importante que dans les paysages aux réseaux plus denses en raison d'un remplacement des espèces peu mobiles par des espèces plus mobiles (Burel *et al.*, 1998; Hendrickx *et al.*, 2009). Ce sont en particulier les capacités de dispersion et la distribution des habitats forestiers qui déterminent l'influence du filtre environnemental que constitue le réseau d'éléments semi-naturels sur les assemblages d'espèces. Il convient néanmoins de préciser que les haies les plus denses peuvent constituer des barrières au déplacement de certaines espèces de carabes des cultures, comme l'ont observé Thomas *et al.* (2001).

## L'hétérogénéité du paysage

L'hétérogénéité du paysage est la résultante des variations de deux composantes : i) la configuration du paysage, i.e. l'agencement des parcelles et des éléments semi-naturels dans la mosaïque paysagère ; ii) la composition du paysage, i.e. le nombre de types d'occupation du sol différents et la proportion de chacun d'entre eux (Duelli, 1997; Fahrig et Nuttle, 2005).

Ces dernières années, l'hétérogénéité du paysage a été modifiée par l'évolution des systèmes agricoles. Par exemple, dans les exploitations agricoles de type polyculture-élevage laitier, les fourrages sont de plus en plus produits à partir de cultures annuelles telles que le maïs (Peeters, 2009; Stoate *et al.*, 2009). Par ailleurs, des exploitations se sont spécialisées dans la production d'aliments pour l'élevage industriel de porcs et de volailles à partir de céréales. De plus, en 2007 et 2008, le prix des céréales a fortement augmenté (Stoate *et al.*, 2009). La part des prairies dans les assolements a alors diminué au profit des cultures annuelles (Benton *et al.*, 2003). Les rotations ont également été simplifiées et la taille des parcelles a augmenté (Robinson et Sutherland, 2002), diminuant l'hétérogénéité de la mosaïque des parcelles et entraînant ainsi une simplification du paysage. La diminution du linéaire de haies initiée dans les années 1950 s'est quant à elle fortement ralentie (Stoate *et al.*, 2009). En outre, les aides accordées aux agriculteurs dans le cadre de la PAC pour qu'ils diversifient leurs assolements et maintiennent des prairies permanentes pourraient avoir inversé localement certaines tendances évoquées précédemment. Il convient d'étudier les conséquences de ces évolutions sur les assemblages d'espèces.

Des travaux ont montré que l'hétérogénéité du paysage pouvait avoir un effet significatif sur la qualité des habitats et qu'il était utile de dépasser la théorie "tache-matrice" (Ricketts, 2001). Ainsi, l'hétérogénéité du paysage a généralement un effet positif sur la biodiversité (Benton *et al.*, 2003; Devictor et Jiguet, 2007; Fahrig *et al.*, 2011; Tscharncke *et al.*, 2005). Cela s'explique par le fait que

lorsqu'un paysage est composé de plusieurs types d'occupation du sol différents agencés de façon complexe, il hébergera les espèces caractéristiques de chacun des types d'occupation du sol mais aussi celles qui nécessitent la présence de différents types d'occupation du sol ou qui vivent à leur interface. La richesse spécifique sera donc plus élevée, en raison de ce phénomène de "complémentation paysagère" (Fahrig *et al.*, 2011; Dunning *et al.*, 1992).

L'effet des différentes composantes de l'hétérogénéité du paysage sur la biodiversité a fait l'objet de nombreux travaux. Duflot *et al.* (2017) ont notamment montré que la richesse spécifique des communautés de carabes augmentait avec l'augmentation de la longueur des interfaces entre cultures et prairies, variable de configuration. D'autre part, la présence de prairies dans un paysage, variable de composition, peut favoriser la richesse spécifique des carabes présents dans les cultures de ce paysage (Gardiner *et al.*, 2010; Purtauf *et al.*, 2005a). La diversité des types d'occupation du sol à l'échelle du paysage aurait également un effet positif sur l'activité-densité des carabes selon une étude de Batáry *et al.* (2008). Cependant, la diversité des cultures ne fait parfois augmenter que l'activité-densité d'espèces inféodées aux milieux perturbés et ne modifie pas la richesse spécifique (Bertrand *et al.*, 2015). De plus, les espèces de carabes forestiers sont généralement plus abondantes dans les paysages avec une forte densité de haies et une proportion de prairies importante, alors que dans les paysages plus ouverts, ce sont les espèces petites, mobiles et plus généralistes qui dominent les assemblages (Millán de la Peña *et al.*, 2003).

Ces résultats soulignent le fait que pour évaluer l'effet de l'hétérogénéité du paysage sur les assemblages d'espèces, il ne faut pas seulement s'intéresser à la richesse spécifique et à l'activité-densité (Burel *et al.*, 1998; Winqvist *et al.*, 2014), mais aussi considérer la composition des assemblages.

L'hétérogénéité du paysage varie dans l'espace mais aussi dans le temps. Bertrand *et al.* (2015) ont montré que les espèces de carabes aux faibles capacités de dispersion étaient plus abondantes dans les mosaïques paysagères où la diversité des cultures faisait l'objet des variations les plus importantes sur une période de 5 ans. De même, l'effet bénéfique des bordures de parcelles pour certaines espèces dépend en partie des variations temporelles de la mosaïque des parcelles cultivées adjacentes (Vasseur *et al.*, 2013). Une haie bordant un champ de maïs servira de refuge aux espèces des cultures au début du printemps, avant que le maïs ne soit semé et ne se développe, alors que les années où elle borde un champ de blé, elle sera un refuge en fin d'été, après la moisson (Vasseur *et al.*, 2013). Enfin, il peut y avoir un délai entre la modification des conditions environnementales et la réponse de la biodiversité à ce changement (Essl *et al.*, 2015). Par exemple, Petit et Burel (1998) ont montré que la configuration du réseau de haies tel qu'il était en 1952 était la variable qui permettait d'expliquer le mieux la distribution et l'activité-densité d'*Abax parallelepipedus* dans un paysage bocager 39 ans plus tard.

### **1.2.3 Effets relatifs des pratiques agricoles locales et du contexte paysager sur les assemblages d'espèces**

Dans certains cas, les pratiques agricoles locales jouent un rôle mineur sur la composition des communautés de carabes par rapport au contexte paysager. Par exemple, dans une étude de Maisonhaute *et al.* (2010), l'activité-densité des carabes était plus liée à la composition et à la configuration du paysage qu'aux pratiques agricoles mises en œuvre au niveau des parcelles ou de leurs bordures (utilisation d'herbicide, fertilisation) et à la structure des habitats (richesse spécifique de la végétation).

L'impact positif de la diversité de l'occupation du sol et de la proportion de prairies temporaires dans le paysage sur la richesse spécifique des espèces de carabes granivores et sur leur prédation peut être plus important que l'impact négatif des traitements phytosanitaires sur ces variables (Trichard *et al.*, 2013). Enfin, dans l'étude d'Aviron *et al.* (2005), la composition spécifique des assemblages de carabes dépendait plus du contexte paysager que du type d'habitat au sein duquel les carabes étaient piégés.

Cependant, les effets respectifs de l'hétérogénéité spatio-temporelle de la mosaïque paysagère et de la gestion des bordures de parcelles sur les communautés de carabes ont rarement été évalués. Eyre *et al.* (2016a) révélaient que l'absence de gestion expliquait mieux les variations d'activité-densité des espèces de carabes que la composition du paysage sur le long terme, contredisant ainsi les résultats de Maisonhaute *et al.* (2010) exposés précédemment. Il convient donc de s'intéresser à cette problématique.

## 1.3 Dynamique spatio-temporelle des assemblages d'espèces en milieu agricole

### 1.3.1 Fluctuations naturelles et intérêt du suivi à long terme

Les facteurs mentionnés précédemment, à savoir la présence d'éléments semi-naturels à une échelle locale, leur mode de gestion et le contexte paysager à une échelle plus large, peuvent fortement influencer sur la dynamique des communautés d'espèces dans les milieux agricoles. Cependant, dans tout écosystème, la structure et la composition des assemblages d'espèces sont soumises à d'importantes fluctuations naturelles (Dornelas *et al.*, 2013). Pour distinguer l'effet des activités humaines sur les tendances d'évolution des assemblages d'espèces de celui qui est dû aux fluctuations naturelles, la réalisation de suivis écologiques à long terme est nécessaire (Dornelas *et al.*, 2013; Magurran *et al.*, 2010).

La plupart des études à long terme des communautés de carabes se basent sur des données issues d'inventaires nationaux ou régionaux à large échelle (Brooks *et al.*, 2012; Desender et Turin, 1989; Desender *et al.*, 2010; Kotze et O'Hara, 2003) ou concernent des milieux peu anthropisés (den Boer et Van Dijk, 1994; Heyborne *et al.*, 2003; Turin et den Boer, 1988). Leurs résultats montrent souvent un déclin des espèces spécialistes et des espèces de grande taille, peu mobiles et associées aux milieux forestiers, au profit des espèces généralistes, plus mobiles, de petite taille et associées aux cultures (Brooks *et al.*, 2012; Desender *et al.*, 2010; Kotze et O'Hara, 2003; Turin et den Boer, 1988). Les causes invoquées concernent notamment les changements d'occupation du sol en faveur des cultures (Turin et den Boer, 1988), la plus forte perturbation des habitats par les activités humaines (Desender *et al.*, 2010; Kotze et O'Hara, 2003) et des changements climatiques (Desender et Turin, 1989); mais les effets de ces facteurs sur le long terme sont rarement évalués de façon précise.

En outre, parmi les quelques travaux portant sur la dynamique à long terme des communautés de carabes dans les paysages agricoles, certains n'ont comparé les communautés qu'à deux dates différentes. Lorsque les trajectoires pluriannuelles des communautés de carabes ont été analysées (Andersen et Eltun, 2000; Augenstein *et al.*, 2012), les facteurs explicatifs des tendances observées concernaient le type d'occupation du sol et les pratiques agricoles au niveau des parcelles, sans prendre en compte les bordures et leur gestion. Enfin, Brooks *et al.* (2012) ont constaté sur une période de 15 ans que

l'activité-densité des espèces de carabes était stable en contexte bocager, alors que parmi ces espèces, certaines étaient en déclin dans d'autres paysages de lande, de pâture ou de montagne.

### 1.3.2 Prise en compte du temps et de l'espace en écologie

Les suivis écologiques à long terme impliquent généralement la réalisation, sur plusieurs sites, de relevés répétés dans le temps. De par leur nature tridimensionnelle (espèces  $\times$  dates  $\times$  sites), de telles données peuvent être analysées de deux façons (Blanc, 2000; Ernoult *et al.*, 2006). On peut répondre d'une part à la question : est-ce que les différences entre les assemblages d'espèces des différents sites étudiés se conservent au cours du temps ? ; et d'autre part à la question : est-ce que les assemblages d'espèces évoluent au cours du temps en suivant en chaque site la même trajectoire ? Quelle que soit la métrique utilisée pour caractériser la trajectoire d'évolution des assemblages d'espèces, deux approches sont possibles lors de l'analyse. Ces deux approches s'appliquent également aux variables paysagères ou décrivant les pratiques de gestion. Le suivi à long terme de l'occupation du sol à l'échelle du paysage permet, par exemple, de mettre en évidence, d'une part, l'évolution de la diversité des cultures des différentes parcelles au cours du temps et, d'autre part, la variabilité inter annuelle des cultures au niveau d'une même parcelle.

### 1.3.3 Métriques utilisées pour décrire les assemblages d'espèces

La diversité  $\gamma$  représente le nombre total d'espèces présentes dans différents sites à l'échelle d'un paysage. À l'échelle locale, la richesse spécifique constitue la diversité  $\alpha$ . Il y a donc autant de valeurs de diversité  $\alpha$  que de sites considérés dans le paysage étudié. Néanmoins, la composition des assemblages d'espèces des différents sites n'est pas nécessairement la même et la diversité  $\beta$  inter sites, ou spatiale, représente cette dissimilarité de composition spécifique (Annexe B). Une diminution au cours du temps de la diversité  $\beta$  inter sites indique un processus d'homogénéisation biotique, par lequel des assemblages d'espèces auparavant différents ont des compositions spécifiques de plus en plus similaires (Magurran *et al.*, 2015). La simplification du paysage peut être la cause d'une telle homogénéisation des communautés d'arthropodes en sélectionnant les espèces selon leurs traits écologiques (Gámez-Virués *et al.*, 2015).

Pour étudier cette fois les tendances d'évolution temporelle des communautés, on peut calculer la diversité  $\beta$  temporelle (Dornelas *et al.*, 2014; Magurran *et al.*, 2010), qui représente la dissimilarité de composition spécifique d'un même site considéré à deux dates séparées. De plus, la diversité  $\beta$ , spatiale ou temporelle, trouve son origine dans des différences entre assemblages d'espèces qui peuvent être liées : i) à la spécificité des espèces à chacun des assemblages, et ii) au fait que certains assemblages d'espèces sont des sous-ensembles d'assemblages plus riches en espèces. On distingue respectivement deux composantes de *turnover* et d'imbrication (*nestedness*) (Baselga, 2010).

Ces métriques permettent de mieux décrire la dynamique spatio-temporelle des assemblages qu'en ne considérant que la richesse spécifique et l'activité-densité et sont, en outre, indépendantes de ces dernières. Lorsque l'on s'intéresse à l'évolution de la diversité  $\beta$  temporelle, la composante liée au *turnover* domine lorsqu'un milieu se transforme, comme lors d'une succession écologique (Elek *et al.*, 2010) ou de la conversion d'une prairie en culture (Purtauf *et al.*, 2004). Dans ce cas, les espèces associées à la nature des "nouveaux" habitats remplacent celles qui prédominaient dans les "anciens" habitats. Au contraire, lorsque le milieu n'évolue pas de façon tendancielle, et en particulier si des

filtres environnementaux, tels que l'hétérogénéité du paysage et les pratiques de gestion sélectionnent des espèces certaines années, on peut s'attendre à ce que la composante liée à l'imbrication des assemblages domine (Alignier et Baudry, 2016; Augenstein *et al.*, 2012). En effet, ces années-là, parmi les espèces présentes les années où la richesse spécifique est la plus forte, seules celles qui sont adaptées à ces conditions ponctuelles seront présentes.

Certains auteurs ont évalué la diversité  $\beta$  des communautés de carabes (Duflot *et al.*, 2017; Hendriekx *et al.*, 2007, 2009) sans toutefois considérer la diversité  $\beta$  temporelle ni les différentes composantes de *turnover* et d'imbrication. À ma connaissance, la seule étude qui ait évalué l'influence du mode de gestion des bordures de parcelles sur les variations de la diversité  $\beta$  temporelle et de ses composantes concernait des communautés végétales (Alignier et Baudry, 2016).

## 1.4 Objectifs de l'étude et hypothèses de recherche

Afin de déterminer la façon dont les évolutions des paysages agricoles et de leur gestion influencent la dynamique spatio-temporelle des assemblages d'espèces, je me suis basé sur des données issues du suivi écologique à long terme entre 2007 et 2015 de l'occupation du sol, des pratiques de gestion des bordures de parcelles et des communautés de carabes dans des paysages bocagers du nord de la Bretagne. J'ai testé les hypothèses suivantes :

1. L'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage a diminué au cours du temps en raison d'une diminution des surfaces de prairies au profit de cultures annuelles telles que le maïs et les céréales d'hiver, d'une simplification des rotations, d'un agrandissement des parcelles et d'une diminution de la fréquence et de la diversité des pratiques de gestion des bordures de parcelles.
2. Bien que la richesse spécifique ait peu varié au cours du temps, les assemblages d'espèces de carabes se sont homogénéisés en raison de la diminution de l'hétérogénéité du paysage. Cela s'est traduit par une augmentation avec le temps de la similarité de composition des assemblages d'espèces entre différents sites, i.e. par une diminution de la diversité  $\beta$  spatiale.
3. Bien que l'activité-densité totale soit restée relativement constante, les espèces n'ont pas évolué de la même façon selon leur taille. L'activité-densité des espèces les plus petites, associées aux milieux perturbés, a augmenté quand celle des espèces les plus grandes, associées aux milieux plus stables, a baissé. Cela s'est accompagné d'une augmentation de la diversité  $\beta$  temporelle entre les assemblages d'espèces d'un même site considérés à des années de plus en plus séparées dans le temps. On peut s'attendre à ce que cette évolution soit plus liée au *turnover* temporel qu'à l'imbrication des assemblages.
4. Enfin, l'évolution de la composition de la mosaïque paysagère joue un rôle plus important dans la dynamique spatio-temporelle des communautés de carabes que l'évolution de la gestion des bordures de parcelles.



## 2. Matériel et méthodes

### 2.1 Site d'étude

L'étude porte sur des données issues du suivi à long terme effectué sur la [Zone Atelier Armorique](#) en Ille et Vilaine, dispositif de recherche existant depuis 1993 et appartenant notamment au réseau européen de recherche à long terme en écologie (Long Term Ecological Research LTER-Europe). L'unité INRA au sein de laquelle j'ai réalisé ce travail étudie les systèmes agricoles, la biodiversité et leurs interrelations à travers l'étude du paysage grâce aux données acquises dans cette zone depuis plus de 20 ans.

Le secteur étudié dans le cadre de ce travail appartient plus précisément à une zone bocagère de la ZAA située au sud de la baie du Mont Saint-Michel, au nord du département d'Ille et Vilaine (Figure 2.1). Trois réseaux, A, B et C, y ont été choisis selon un gradient de densité bocagère. Le réseau A est celui dans lequel la densité de haies est la plus forte, le C celui où elle est la plus faible et le B a une densité de haies intermédiaire (Figures 2.1 et 2.2). Les exploitations de type polyculture-élevage laitier sont les plus courantes dans la zone. Une mosaïque de prairies temporaires et permanentes, de champs de céréales d'hiver, de maïs ou d'autres cultures annuelles, séparés par des haies arborées, y forme un paysage bocager plus ou moins ouvert selon les réseaux (Figure 2.2).

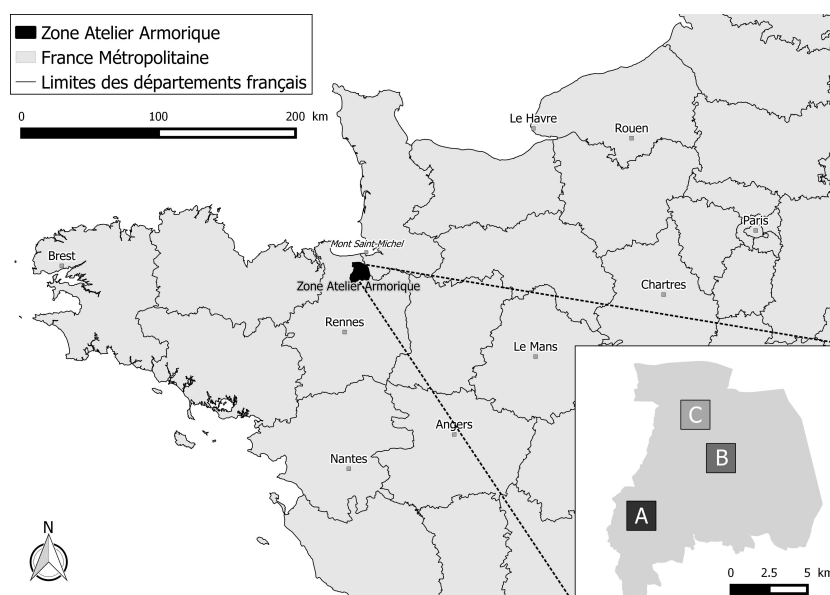


FIGURE 2.1 – Situation de la Zone Atelier Armorique (ZAA) dans le quart nord-ouest de la France et des trois réseaux au sein de la ZAA (encadré en bas à droite). Sources : INRA-UMR BAGAP, GEOFLA ©IGN.

Depuis les années 1950, le linéaire de haies a diminué de 50 % à plus de 80 % dans cette zone (Alignier et Baudry, 2016). De plus, aujourd'hui, certaines bordures de parcelles ne comptent plus

qu'une strate arbustive ou une simple strate herbacée, ce qui crée une certaine diversité de structures.

## 2.2 Acquisition des données

### 2.2.1 Sélection des bordures suivies

Depuis 2007, 30 bordures de parcelles<sup>1</sup> dans les trois réseaux font l'objet d'un suivi écologique à long terme. Le plan d'échantillonnage mis en place à l'époque visait à sélectionner des bordures de parcelles en fonction de la structure de leur végétation, liée au type de gestion dont elles faisaient l'objet, de la présence de fossés ou de talus et de leur facilité d'accès. 10 bordures ont ainsi été choisies dans chacun des trois réseaux (Figure 2.2).

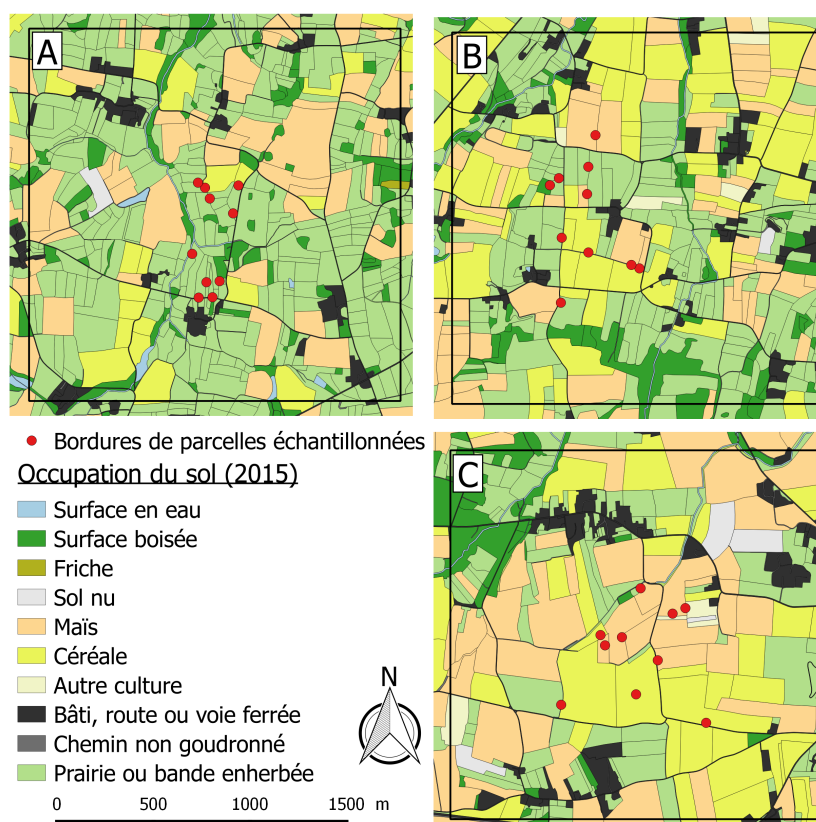


FIGURE 2.2 – Localisation des bordures concernées par le piégeage des carabes et occupation du sol (2015) au sein des trois réseaux de la ZAA. Sources : INRA-UMR BAGAP.

### 2.2.2 Protocole de suivi des assemblages d'espèces de carabes

En 2007, 2008, 2009, 2011, 2013 et 2015, les assemblages d'espèces de carabes ont été piégés à l'aide de pots-pièges de type Barber (Figure 2.3) au sein des 30 bordures sélectionnées. Les campagnes de piégeage ont eu lieu tous les ans les trois premières années, puis tous les deux ans depuis 2009. Les données de la campagne de piégeage de 2017 sont en cours d'acquisition. Le protocole de suivi prévoit

1. Le terme "bordure de parcelles" est ici utilisé bien qu'il y ait à proprement parler deux bordures de parcelles dans chaque cas selon la terminologie utilisée par Baudry *et al.* (1998). Ce terme désigne ici la surface non-cultivée séparant deux parcelles de la zone d'étude, qu'elles soient de type agricole ou non. Il a été préféré aux termes de "haies", "talus" et "interchamps" en tant que traduction de *field boundary*, terme utilisé dans la littérature anglophone, compte-tenu de la variabilité de la structure des "bordures", de leur végétation et des types de parcelles qu'elles bordent (prairies, espaces boisés, routes, etc.).

qu'au milieu de chaque bordure, trois pots-pièges espacés d'environ 2 m soient ouverts en continu de mi-avril à mi-octobre. Ils sont remplis d'un mélange de monopropylène-glycol, d'eau et de sel. Tous les 14 jours, durée de la session de piégeage, le contenu des pots est relevé. Les carabes piégés sont alors triés au laboratoire et identifiés jusqu'à l'espèce à l'aide de la *Clé de détermination des carabidés des paysages agricoles du nord-ouest de la France* (Roger *et al.*, 2010).



FIGURE 2.3 – a) Installation des pots-pièges dans une bordure de parcelle; b) pot-piège vide; c) pot-piège installé. La plaque de plexiglas sert à éviter qu'il ne se remplisse de débris tout en laissant passer les insectes. Le jalon facilite le repérage.

Les effectifs des espèces de carabes à chaque session de piégeage correspondent à leur activité-densité, terme qu'il convient de distinguer de celui "d'abondance" étant donné que la probabilité de piégeage d'un individu est proportionnelle à la fois à son niveau d'activité et à la densité de sa population (Kotze *et al.*, 2011).

Les termes "communauté d'espèces" et "assemblage d'espèces" peuvent être utilisés indifféremment selon certains auteurs (Barbault, 1992; Frontier *et al.*, 2008, in Blanc, 2000). J'utiliserai par la suite le terme "assemblage d'espèces" par souci d'homogénéité sans considérer ce terme comme différent de celui de "communautés d'espèces".

### 2.2.3 Pratiques de gestion des bordures de parcelles

Les pratiques de gestion des bordures de parcelles au niveau desquelles les carabes sont piégés sont suivies tous les 3 mois par observation visuelle depuis 1995. Les 8 différentes pratiques de gestion observées dans la zone d'étude figurent dans la table 2.1. Le mode de gestion de chaque bordure de parcelle a été renseigné chaque année de la période d'étude de la façon suivante : si un seul côté d'une bordure de parcelles a fait l'objet durant l'année d'une pratique de gestion particulière, alors, à la ligne correspondant à la bordure et à l'année en question, on trouve la valeur 0.5 dans la colonne correspondant à cette pratique. Si les deux côtés de la bordure ont fait l'objet de cette gestion, on trouve un 1 et s'ils n'ont pas été gérés de cette façon, on trouve un 0. Il y a donc 8 valeurs par bordure

pour chaque année et plusieurs modes de gestion peuvent se cumuler.

Pratiques de gestion des bordures de parcelles	Description	Abréviation
<b>Abattage</b>	Abattage d'au moins un arbre de la bordure de parcelles	ABATT
<b>Entretien de la strate arborée</b>	Entretien de la strate arborée par éparage, émondage ou coupe de branches	ENT_ARBO
<b>Entretien de la strate arbustive</b>	Entretien de la strate arbustive par abattage ou coupe de branches	ENT_ARBU
<b>Pâturage-piétinement</b>	Pâturage et piétinement de la strate herbacée	PATU_PIET
<b>Fauche-broyage</b>	Fauche et/ou broyage de la strate herbacée	FAUCHE_BROY
<b>Labour</b>	Labour du sol de la bordure de parcelle	LABOUR
<b>Produit chimique</b>	Pulvérisation d'herbicide au niveau de la strate herbacée	PROD_CHI
<b>Abattage</b>	Piétinement seul de la strate herbacée	PIET

TABLE 2.1 – Pratiques de gestion des bordures de parcelles suivies par observation visuelle trimestrielle

Pour identifier des tendances d'évolution de la gestion des bordures de parcelles, la somme totale des valeurs a été calculée chaque année pour chaque pratique de gestion, pour l'ensemble des bordures et dans chaque réseau.

#### 2.2.4 Occupation du sol et métriques paysagères

Depuis 1993, la cartographie de l'occupation du sol de la ZAA est réalisée chaque année à partir de photographies aériennes acquises pendant l'été par ULM. La photo-interprétation permet de délimiter les parcelles et d'identifier les types d'occupation du sol. J'ai traité les données des années 2006 à 2015 de cette cartographie numérique de l'occupation du sol à l'aide du logiciel ArcGIS 10.1 (ESRI). De plus, je disposais de la cartographie des haies arbustives, arborées discontinues et arborées continues de la ZAA réalisée en 2006.

Plusieurs métriques paysagères ont été calculées dans des zones circulaires autour des points de piégeage des carabes (Table 2.2). Ces zones avaient des rayons de 500 m, pour décrire le contexte paysager à une échelle large, et de 50 m, pour décrire l'environnement immédiat des bordures suivies. De précédents travaux ont montré que ces échelles étaient pertinentes pour étudier la réponse des carabes au contexte paysager dans la zone d'étude (Aviron *et al.*, 2005; Duflot *et al.*, 2015). De plus, une zone de 50 m de rayon a une surface à peu près équivalente à la surface moyenne d'une parcelle de la zone d'étude. Cela permet donc de prendre en compte les parcelles directement adjacentes à la bordure échantillonnée.

Pour décrire la configuration du paysage, j'ai calculé le linéaire de haies en 2006 et, pour toutes les années de piégeage, la taille moyenne des taches d'un même type d'occupation du sol et la densité de bordures entre deux types d'occupation du sol. Pour décrire la composition du paysage, les proportions de la surface totale de chaque zone occupée par des prairies, du maïs, des céréales ou des espaces boisés ont été calculées tous les ans de 2006 à 2015. La différence de proportions de prairies, maïs et céréales dans le paysage entre chaque année de piégeage et l'année précédente a été calculée pour rendre compte de la tendance d'évolution inter annuelle des surfaces agricoles. De plus, le taux de

changement inter annuel de la composition du paysage a été calculé comme le nombre de pixels dont le type d’occupation du sol a changé entre chaque année de piégeage et l’année précédente pour rendre compte de l’hétérogénéité temporelle de la composition du paysage. La diversité de la composition du paysage a été calculée chaque année de piégeage grâce à l’indice de Shannon appliqué à la proportion de surfaces de prairies, céréales, maïs, espaces boisés, surfaces en eau, surfaces artificialisées, surfaces non-cultivées (friches et bandes enherbées) et surfaces d’autres cultures (colza, pois protéagineux, légumes) (Table 2.2).

Métrique paysagère	Description du calcul	Abréviation
<b>Configuration du réseau d’éléments semi-naturels</b>		
<i>Linéaire de haies</i> <sup>1</sup>	Longueur des haies arbustives ou arborées (en m)	LIN_H_50, LIN_H_500
<b>Configuration de la mosaïque paysagère</b>		
<i>Densité de bordures</i>	Nombre de paires de pixels adjacents de nature différente	DENS_B_50, DENS_B_500
<i>Taille moyenne des taches</i>	Nombre moyen de pixels dans une tache du même type d’occupation du sol	TMOY_P_50, TMOY_P_500
<b>Composition de la mosaïque paysagère</b>		
<i>Proportion de surfaces de prairies, de céréales, de maïs et de forêt</i>	Pourcentage de pixels de prairies, de céréales, de maïs et de forêt	PROP_PR_50, PROP_CE_50, PROP_MA_50, PROP_FO_50, PROP_PR_500, PROP_CE_500, PROP_MA_500, PROP_FO_500
<i>Évolution inter annuelle de la proportion de surfaces de prairies, de céréales et de maïs</i>	Différence de pourcentage de pixels de prairies, de céréales et de maïs entre chaque année de piégeage et l’année précédente (inspiré de Bertrand <i>et al.</i> (2015); Vasseur <i>et al.</i> (2013))	VAR_PR_50, VAR_CE_50, VAR_MA_50, VAR_PR_500, VAR_CE_500, VAR_MA_500
<i>Changement inter annuel de composition du paysage</i>	Nombre de pixels ayant changé de nature entre chaque année de piégeage et l’année précédente	VAR_DIV_50, VAR_DIV_500
<i>Diversité de composition du paysage</i>	Indice de diversité de Shannon appliqué aux proportions des $n$ différents types d’occupation du sol (O’Neill <i>et al.</i> , 1988) :	DIV_50, DIV_500
$DIV = - \sum_{i=0}^n p_i \times \ln p_i$		

<sup>1</sup> La variable *Linéaires de haies* n’a pu être calculée que pour l’année 2006.

TABLE 2.2 – Métriques paysagères calculées

## 2.3 Analyse des données

### 2.3.1 Variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes

#### Activité-densité et richesse spécifique

L'activité-densité totale toutes espèces confondues et la richesse spécifique totale (diversité  $\alpha$ )<sup>2</sup> ont été calculées chaque année au niveau de chaque bordure. Par ailleurs, les espèces de carabes ont été regroupées en 4 classes selon leur taille, d'après Ribera *et al.* (1999) (Table 2.3). La taille permet de différencier les espèces de carabes en fonction de leur réponse au contexte paysager (Ribera *et al.*, 2001). L'activité-densité totale des espèces de chaque classe de taille a été calculée chaque année au niveau de chaque bordure.

Classe de taille des espèces	Taille
<i>Très petites espèces</i>	< 5 mm
<i>Petites espèces</i>	5 - 9 mm
<i>Espèces moyennes</i>	9 - 15 mm
<i>Grandes espèces</i>	> 15 mm

TABLE 2.3 – Description des classes de taille des différentes espèces de carabes (d'après Ribera *et al.* (1999))

#### Diversité $\beta$

Pour caractériser la dissimilarité des assemblages d'espèces dans l'espace et dans le temps, j'ai calculé la diversité  $\beta$  à l'aide de l'indice de dissimilarité de Sørensen (Koleff et Gaston, 2002; Sørensen, 1948) (Annexe B). Cet indice est basé sur les données de présence/absence des espèces. Il permet de comparer les assemblages de deux sites différents (diversité  $\beta$  spatiale) ou des assemblages d'espèces du même site à deux instants différents (diversité  $\beta$  temporelle). Sa formule est la suivante :

$$\beta_{SOR} = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

tel que  $a$  représente le nombre d'espèces communes aux deux assemblages,  $b$  et  $c$  sont les nombres d'espèces spécifiques à chacun des deux assemblages comparés.

Chaque année, l'indice a été calculé pour toutes les combinaisons de paires de bordures suivies. La moyenne annuelle de chacune des valeurs comparant une bordure avec chacune des autres bordures a été calculée. J'ai réalisé les mêmes calculs à partir des données concernant chaque réseau séparément.

De plus, pour chacune des 30 bordures de parcelles, l'indice  $\beta_{SOR}$  a été calculé pour comparer l'assemblage d'espèces de l'année 2007 et celui de chacune des années successives (2008, 2009, 2011, 2013 et 2015), afin de rendre compte de la diversité  $\beta$  temporelle.

La composante de la diversité  $\beta$  (Baselga, 2010) liée au *turnover*,  $\beta_{SIM}$  a été évaluée dans le cas de la diversité  $\beta$  temporelle uniquement pour tester l'hypothèse liée au *turnover* temporel. Sa formule est :

$$\beta_{SIM} = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$$

tel que  $a$ ,  $b$  et  $c$  sont les mêmes que dans la formule de  $\beta_{SOR}$ .

---

2. Les carabes du genre *Amara* n'ayant pu être déterminés jusqu'à l'espèce en 2007 et 2008, ils ont tous été identifiés comme faisant partie de la même espèce *Amara spp.*

## Mise en évidence de tendances d'évolution temporelle

J'ai utilisé des modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) pour mettre en évidence des tendances dans l'évolution pluriannuelle de l'activité-densité et de la richesse spécifique des assemblages d'espèces de carabes. Ce type de modèle permet d'analyser des données de comptage tout en prenant en compte les effets aléatoires liés au protocole d'échantillonnage. La variable quantitative "Année" constituait l'effet fixe. Les tendances d'évolution se sont révélées différentes selon le réseau considéré. En conséquence, les données issues de chacun des trois réseaux ont été traitées dans des modèles séparés. L'identifiant de la bordure était considéré comme un effet aléatoire pour tenir compte du fait que ce sont les mêmes bordures qui sont suivies chaque année, ce qui induit une dépendance entre les différentes mesures. Un modèle de régression de type Poisson a été choisi pour modéliser la richesse spécifique et l'activité-densité. La fonction de lien était de type "log". Le nombre de sessions de piégeage des carabes n'a pas été le même chaque année. J'ai pris cela en compte dans la modélisation de l'activité-densité en intégrant le logarithme du nombre de sessions de piégeage en tant que variable d'*offset* (Hutchinson et Holtman, 2005; O'hara et Kotze, 2010). Cela permet de modéliser le nombre moyen de carabes piégés à chaque session de piégeage tout en utilisant un modèle de régression de Poisson. Il y avait un phénomène de sur-dispersion de l'activité-densité, i.e. une variance supérieure à la moyenne de la variable. Un effet aléatoire correspondant à l'identifiant unique de chaque observation a donc été ajouté aux modèles (Lee et Nelder, 2000). La simulation des valeurs des résidus des modèles à partir des paramètres estimés a permis de vérifier visuellement et à l'aide du test de Kolmogorov-Smirnov la validité des hypothèses sous-jacentes aux modèles (Dunn et Smyth, 1996; Hartig, 2016).

Des modèles linéaires mixtes (LMM) ont été utilisés pour décrire l'évolution des différents indices de diversité  $\beta$ . La normalité des résidus a été vérifiée à l'aide du test de Shapiro-Wilk. Dans tous les cas, les modèles réalisés étaient de la forme :

$$Variable_{ik} \sim Annee_k + (1|Bordure_i) \quad (1)$$

ou

$$Variable_{ik} \sim Annee_k + (1|Bordure_i) + (1|X_{ik}) \quad (2)$$

*tel que  $i$  représente la bordure échantillonnée et  $k$  l'année considérée.  $(1|Bordure_i)$  correspond à l'effet aléatoire lié à la répétition des mesures au niveau d'une même bordure.  $(1|X_{ik})$  correspond à l'effet aléatoire lié à l'identifiant de chaque mesure, ajouté dans les régressions de Poisson modélisant l'activité-densité. (1) Modèle utilisé pour modéliser la richesse spécifique (GLMM Poisson) et la diversité  $\beta$  (LMM). (2) Modèle utilisé pour modéliser l'activité-densité (GLMM Poisson).*

Les variables à expliquer étaient :

- L'activité-densité totale annuelle au niveau de chaque bordure.
- L'activité-densité totale annuelle de l'ensemble des espèces de chaque classe de taille au niveau de chaque bordure. J'ai réalisé un modèle pour chaque classe de taille, soit 4 modèles pour chaque réseau.
- La richesse spécifique annuelle au niveau de chaque bordure.
- La moyenne annuelle des valeurs de  $\beta_{SOR}$  obtenues lors des comparaisons entre la composition de l'assemblage d'espèces d'une bordure et celle de chacune des 29 autres bordures. Il y avait 6 valeurs par bordure et 30 valeurs par année, correspondant chacune à la moyenne des 29 valeurs calculées par comparaison des assemblages d'espèces 2 à 2. Dans le cas de cette variable, un

seul modèle a été fait pour les 3 réseaux et l'effet aléatoire lié à l'identifiant de la bordure était imbriqué dans un effet aléatoire correspondant au réseau auquel appartient chaque bordure.

- La moyenne annuelle des valeurs de  $\beta_{SOR}$  obtenues lors des comparaisons entre la composition de l'assemblage d'espèces d'une bordure et celle de chacune des 9 autres bordures du même réseau. Il y avait 6 valeurs par bordure et 30 valeurs par année, correspondant chacune à la moyenne des 9 valeurs calculées.
- Les valeurs de  $\beta_{SOR}$  et  $\beta_{SIM}$  obtenues lors de la comparaison pour une même bordure de la composition de l'assemblage d'espèces de l'année 2007 avec celui des années 2008, 2009, 2011, 2013 et 2015. Il y avait donc 5 valeurs par bordure et 30 valeurs par année pour chacune des deux variables.

La significativité de l'effet de la variable "Année" a été évaluée dans chaque cas ainsi que le signe de la relation entre cette variable et la variable à expliquer. Un seuil de significativité de 5 % a été choisi. Le calcul de l'indice I de Moran chaque année et pour chaque réseau à partir des variables décrivant les assemblages d'espèces et des coordonnées géographiques des bordures a montré que l'autocorrélation spatiale était négligeable.

## 2.4 Analyse de l'évolution des pratiques de gestion des bordures et du paysage

Les méthodes d'analyse à k tableaux permettent d'analyser des données tridimensionnelles, i.e. des cubes de données (variables  $\times$  dates  $\times$  sites), comme une séquence de tableaux à double-entrée. Parmi ces méthodes, l'analyse triadique partielle (ATP) (Annexe C) a été choisie car le nombre de variables et de sites considérés est le même chaque année et cette méthode est adaptée à des cubes de données équilibrés (Blanc, 2000; Thioulouse et Chessel, 1987). L'ATP a déjà été utilisée pour décrire l'évolution d'un contexte paysager (Ernault *et al.*, 2006). Le principe de cette analyse est d'identifier dans un premier temps une structure commune aux différents tableaux (étape dite d'*interstructure*). Dans un second temps, un tableau compromis est calculé de manière à représenter cette structure commune aux différents tableaux (Figure 2.4b). Il est analysé par le biais d'une analyse en composantes principales (ACP) (Figure 2.4c). Enfin, la variabilité des tableaux vis-à-vis de ce compromis est étudiée lors de la phase d'analyse de la *reproductibilité du compromis* en projetant sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du compromis les lignes ou les colonnes des différents tableaux pour visualiser leur variabilité (Figure 2.4d) (Blanc, 2000).

Cette analyse a été appliquée de façon séparée aux variables décrivant les pratiques de gestion des bordures de parcelles d'une part et aux métriques paysagères d'autre part. De plus, les corrélations entre les métriques paysagères calculées dans une zone de 50 m de rayon autour des bordures de parcelles et celles calculées dans une zone de 500 m de rayon autour de celles-ci étaient faibles. J'ai donc réalisé une analyse séparée des métriques paysagères à chacune des deux échelles. J'ai par conséquent fait 3 ATP au total. Lorsque deux variables étaient fortement corrélées ( $|r_{pearson}| \geq 0.7$ ), seule une des deux a été intégrée dans l'analyse. Les variables intégrées dans chacune des analyses figurent dans la table 2.4. Les corrélations entre variables sont présentées dans la table D.1 en annexe.

J'ai organisé les données en une séquence de 6 tableaux correspondant chacun à l'une des années de piégeage, dans lesquels les 30 lignes correspondaient aux bordures suivies et les colonnes aux va-



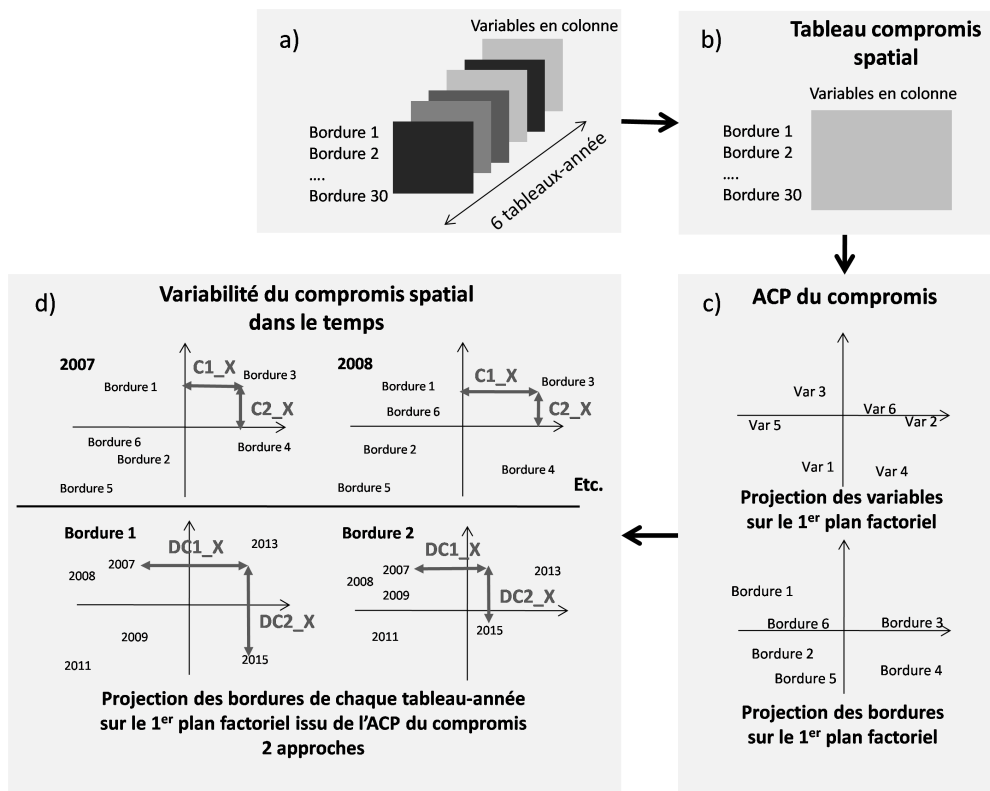


FIGURE 2.4 – Principe de l’analyse triadique partielle des variables décrivant l’évolution des pratiques de gestion et du paysage : a) Organisation des données en plusieurs tableaux, b) Calcul d’un tableau compromis spatial, c) Analyse du compromis spatial, d) Analyse de la variabilité du compromis spatial dans le temps et calcul des variables synthétiques.

riables paysagères ou décrivant les pratiques de gestion (Figure 2.4a). La position de chaque bordure suite à la projection de chaque tableau-année sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l’ACP du compromis spatial a permis de décrire chaque année l’hétérogénéité spatiale des différentes bordures en termes de contexte paysager et de pratiques de gestion. Les coordonnées sur chacun des deux premiers axes factoriels de la position des bordures chaque année sur ce plan ont été extraites (Figure 2.4d). De plus, les composantes sur chacun des deux premiers axes factoriels du vecteur séparant chaque année de l’année 2007 sur ce plan ont été calculées pour décrire la trajectoire d’une bordure entre 2007 et l’année considérée en termes de contexte paysager ou de pratiques de gestion (Figure 2.4d).

Ainsi, j’ai construit 4 variables synthétiques issues des axes factoriels pour chacune des 3 ATP (Table 2.5 et Figure 2.4). Dans chaque cas, la signification des axes factoriels a pu être interprétée en se basant sur les corrélations entre les valeurs prises par les différentes variables chaque année au niveau de chaque bordure et les coordonnées de la projection de chaque bordure chaque année sur les axes factoriels (Table E.1). J’ai étudié ces corrélations séparément dans chaque réseau pour interpréter de façon plus précise les tendances observées.

Il aurait été possible d’organiser les données en une séquence de 30 tableaux-bordures à 6 lignes-années pour étudier la trajectoire des bordures. Dans ce cas, l’existence d’une structure est remise en cause et cette approche n’a pas été retenue (Annexe C).

Analyse triadique partielle	Variables intégrées dans l'analyse
<i>Métriques paysagères calculées dans des zones de 50 m autour des bordures</i>	PROP_PR_50, PROP_CE_50, PROP_MA_50, PROP_FO_50, VAR_PR_50, VAR_MA_50, VAR_DIV_50, TMOY_P_50, LIN_H_50
<i>Métriques paysagères calculées dans des zones de 500 m autour des bordures</i>	PROP_PR_500, PROP_CE_500, PROP_MA_500, PROP_FO_500, VAR_PR_500, VAR_MA_500, DIV_500, TMOY_P_500
<i>Pratiques de gestion</i>	ABATT, ENT_ARBO, ENT_ARBU, PATU_P IET, FAUCHE_BROY, LABOUR, PROD_CHI, PIET

TABLE 2.4 – Variables intégrées dans les analyses triadiques partielles réalisées

	Hétérogénéité spatiale Coordonnées de la projection		Trajectoire temporelle Coordonnées de la trajectoire de la projection entre 2007 et les années suivantes	
Variables incluses dans l'ATP	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2
<i>Pratiques de gestion</i>	C1_GE	C2_GE	DC1_GE	DC2_GE
<i>Métriques paysagères à 50 m</i>	C1_PA_50	C2_PA_50	DC1_PA_50	DC2_PA_50
<i>Métriques paysagères à 500 m</i>	C1_PA_500	C2_PA_500	DC1_PA_500	DC2_PA_500

TABLE 2.5 – Variables construites à partir des analyses triadiques partielles des variables décrivant les pratiques de gestion et des métriques paysagères : elles ont été calculées à partir de la projection de chaque bordure chaque année sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du compromis

## 2.5 Effets respectifs des pratiques de gestion des bordures et du paysage sur les assemblages d'espèces

Pour identifier l'effet de l'évolution des pratiques de gestion des bordures et du paysage sur les tendances identifiées au niveau des variables décrivant les assemblages d'espèces, les variables synthétiques obtenues à partir des ATP (Table 2.5) ont été intégrées, en tant qu'effets fixes, dans des modèles linéaires mixtes ou mixtes généralisés (Table 2.6). Ces modèles étaient de la même forme que ceux réalisés pour identifier des tendances d'évolution temporelle (2.3.1). Seuls les effets fixes ont été modifiés.

Les coordonnées des bordures chaque année sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'analyse du compromis (C1\_X, C2\_X) rendent compte de la stabilité dans le temps du compromis et caractérisent l'hétérogénéité spatiale du paysage et des pratiques de gestion chaque année. J'ai étudié le lien entre ces coordonnées et la diversité  $\beta$  spatiale pour vérifier l'hypothèse de diminution de cette variable causée par une homogénéisation du paysage et une moindre fréquence et diversité de gestion des bordures (Table 2.6). J'ai également étudié le lien entre ces coordonnées et l'activité-densité et la richesse spécifique (Table 2.6). Les indices de diversité  $\beta$  temporelle décrivent quant à eux la trajectoire temporelle de la composition des assemblages d'espèces. J'ai donc étudié le lien entre ces indices et la trajectoire temporelle des bordures sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du compromis dans les différentes ATP (DC1\_X, DC2\_X) (Table 2.6).

Des modèles séparés ont été réalisés pour chaque réseau. L'étude des corrélations entre les va-

Variabiles à expliquer	Variabiles explicatives intégrées aux modèles (effets fixes)
<i>Activité-densité totale annuelle par bordure</i>	C1_PA_50, C2_PA_50, C1_PA_500, C2_PA_500, C1_GE, C2_GE
<i>Activité-densité totale annuelle par bordure et par classe de taille</i>	C1_PA_50, C2_PA_50, C1_PA_500, C2_PA_500, C1_GE, C2_GE
<i>Richesse spécifique totale annuelle par bordure</i>	C1_PA_50, C2_PA_50, C1_PA_500, C2_PA_500, C1_GE, C2_GE
$\beta_{SOR}$ <i>inter-sites moyenne par bordure et par année</i>	C1_PA_50, C2_PA_50, C1_PA_500, C2_PA_500, C1_GE, C2_GE
$\beta_{SOR}$ <i>temporelle par bordure et par année</i>	DC1_PA_50, DC2_PA_50, DC1_PA_500, DC2_PA_500, DC1_GE, DC2_GE
$\beta_{SIM}$ <i>temporelle par bordure et par année</i>	DC1_PA_50, DC2_PA_50, DC1_PA_500, DC2_PA_500, DC1_GE, DC2_GE

TABLE 2.6 – Variabiles explicatives intégrées aux modèles en tant qu’effets fixes pour évaluer les effets respectifs des pratiques de gestion des bordures et du paysage sur les tendances identifiées

riables synthétiques construites a permis d’éviter d’inclure des variables fortement corrélées entre elles ( $|r_{pearson}| \geq 0.7$ ) dans le même modèle (Table E.1). De plus, les variables synthétiques dont l’interprétation au niveau d’un réseau particulier n’était pas possible à partir de leur corrélation avec les métriques paysagères ou avec les pratiques de gestion n’ont pas été incluses dans les modèles. Les variables explicatives ont été centrées et réduites dans chaque réseau avant de réaliser les modèles pour pouvoir comparer les valeurs des paramètres associés à chaque variable dans les modèles.

Dans chaque cas, toutes les combinaisons de modèles possibles ont été comparées grâce à une méthode d’inférence multi-modèles (Burnham et Anderson, 2004). Cette méthode trie les modèles selon le critère d’information d’Akaike (AIC). La différence entre l’AIC de chaque modèle et celui du meilleur modèle,  $\Delta AIC_c$ , est calculée. Un poids reflétant la qualité du modèle par rapport au meilleur modèle est attribué à chaque modèle. Enfin, le pouvoir explicatif de chaque variable est calculé à l’aide d’une méthode de *model averaging* qui dépend de la fréquence d’apparition de chaque variable dans les meilleurs modèles, pondérée par le poids de ces différents modèles. L’AICc, adapté à de petits jeux de données, a été choisi car le rapport entre le nombre de réalisations de chaque variable à expliquer et le nombre de paramètres estimés était inférieur à 40 (Symonds et Moussalli, 2011). Les modèles retenus pour l’étape de *model averaging* étaient ceux pour lesquels  $\Delta AIC_c$  était inférieur à 2 (Burnham et Anderson, 2004).

J’ai réalisé toutes les analyses statistiques sur le logiciel R (R Core Team, 2017), en utilisant le package "betapart" pour les calculs de diversité  $\beta$  (Baselga *et al.*, 2017), le package "ape" pour les test d’autocorrélation spatiale (Paradis *et al.*, 2004), le package "ade4" (Thioulouse *et al.*, 1997) pour l’ATP, le package "lme4" (Bates *et al.*, 2014) pour les modèles mixtes, le package "MuMIn" (Bartoń, 2013) pour les comparaisons de modèles et le package "DHARMA" (Hartig, 2016) pour la vérification des hypothèses sous-jacentes aux modèles linéaires mixtes généralisés. Les corrélations entre variables ont été évaluées à l’aide du coefficient de corrélation de Pearson.

### 3. Résultats

#### 3.1 Évolution du paysage et des pratiques de gestion des bordures de parcelles au cours du temps

##### 3.1.1 Évolution du paysage

###### Dans un rayon de 500 m autour des bordures échantillonnées

L'étape d'interstructure de l'ATP (Figure 2.4) des métriques paysagères à l'échelle de 500 m a permis d'identifier un compromis représentant 55 % de l'inertie totale des tableaux-années. Les deux premiers axes obtenus lors de l'ACP du compromis, C1\_PA\_500 et C2\_PA\_500, représentent respectivement 72.8 % et 13.2 % de l'inertie. Le 1<sup>er</sup> axe (C1\_PA\_500) différencie les bordures en fonction de leur contexte paysager, en distinguant les réseaux A et B d'une part, et le réseau C d'autre part (Figure 3.1a). Il représente donc surtout l'hétérogénéité spatiale du paysage inter réseaux. Sur cet axe, les bordures des réseaux A et B se caractérisent principalement par la présence d'importantes surfaces de prairies (PROP\_PR\_500) et d'espaces boisés (PROP\_FO\_500) dans les 500 m alentour (Figure 3.1b). À l'opposé, les bordures du réseau C sont entourées par d'importantes surfaces de céréales (PROP\_CE\_500), des taches d'occupation du sol de grande taille (TMOY\_P\_500) et très peu d'espaces boisés (Figures 3.1a et 3.2).

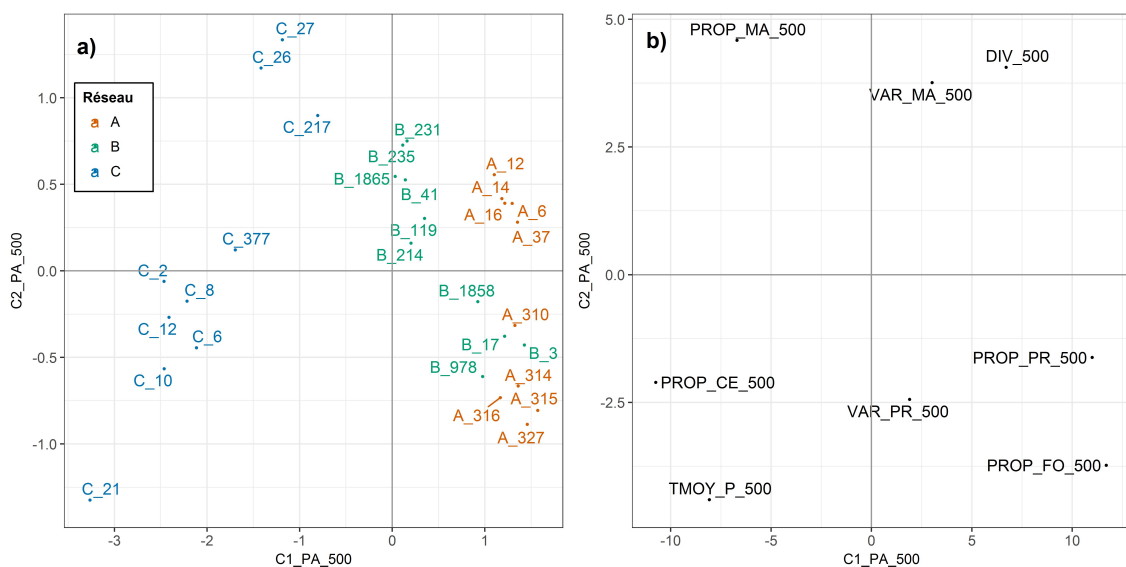


FIGURE 3.1 – ATP des métriques paysagères à 500 m - Projection des bordures (a) et des variables (b) du tableau compromis sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel. Pour le code des variables, se référer à la table 2.2.

Le 2<sup>e</sup> axe factoriel, C2\_PA\_500, différencie les bordures au sein de chaque réseau, en fonction de l'hétérogénéité spatiale du paysage environnant (Figure 3.1a). Il représente donc surtout l'hétérogé-

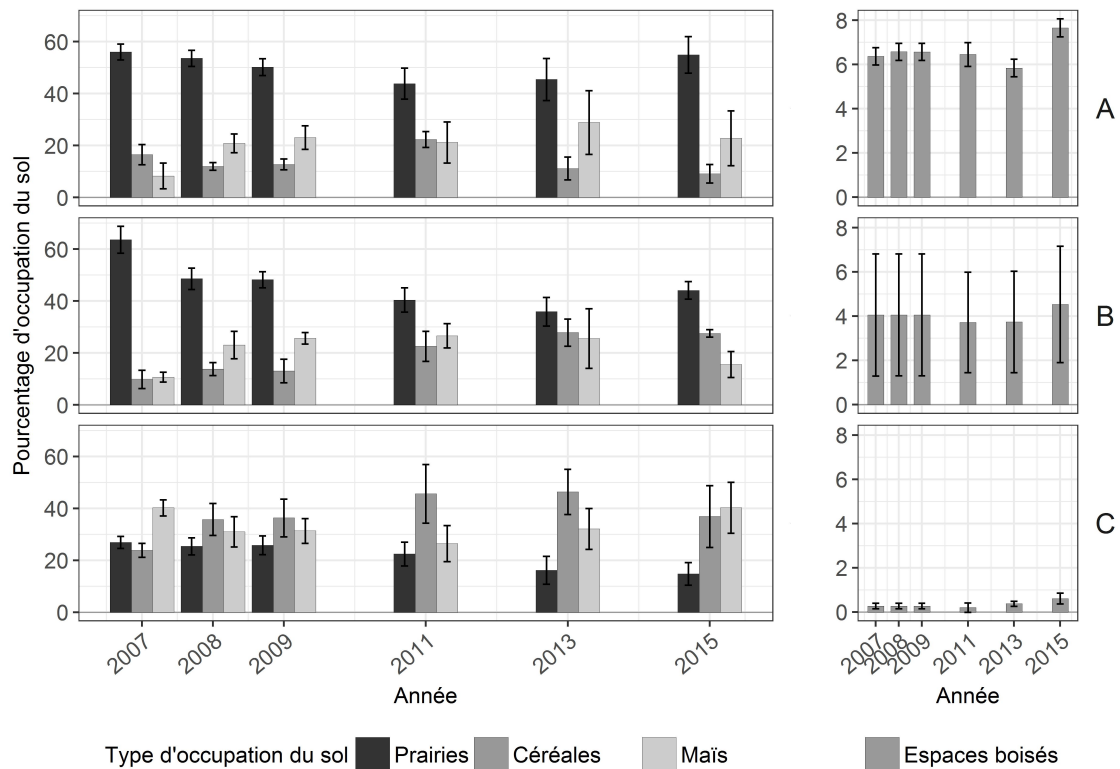


FIGURE 3.2 – Évolution des pourcentages d’occupation du sol à 500 m, par réseau, de 2007 à 2015. Seules les années durant lesquelles les assemblages d’espèces de carabes ont été piégés sont représentées.

néité spatiale intra réseau. Cet axe distingue d’une part les bordures caractérisées par des surfaces de maïs (PROP\_MA\_500) importantes dans les 500 m alentour, variant beaucoup d’une année à l’autre (VAR\_MA\_500), et par des occupations du sol diversifiées (DIV\_500) (Figure 3.1b) ; et d’autre part, les bordures entourées par d’importantes surfaces d’espaces boisés (PROP\_FO\_500) et de grandes taches d’occupation du sol (TMOY\_P\_500).

La projection des bordures de chaque tableau-année sur les axes C1\_PA\_500 et C2\_PA\_500 montre qu’au cours du temps, le contexte paysager à l’échelle de 500 m a évolué de façon différente selon les réseaux (Figure 3.3). Dans le réseau C, le déplacement vers les valeurs négatives sur l’axe C1\_PA\_500 (Figure 3.3a) s’explique par la diminution des surfaces de prairies, remplacées par des cultures annuelles, et en particulier par des céréales d’hiver en 2011 et 2013 (Figures 3.1b et 3.2). Dans les réseaux A et B, de 2007 à 2011, les bordures ont suivi pour les mêmes raisons une évolution similaire sur C1\_PA\_500. Mais, la proportion de prairies a de nouveau augmenté à la fin de la période, en particulier dans le réseau A (Figure 3.2).

De plus, l’hétérogénéité spatiale du paysage au sein des réseaux s’est amplifiée, comme le montre l’augmentation au cours du temps de la dispersion des bordures sur l’axe C1\_PA\_500 (Figure 3.3a). Cela s’explique par des évolutions différentes au sein d’un même réseau en termes de proportion de chaque type d’occupation du sol et de taille des taches d’occupation du sol à une échelle de 500 m (Figures 3.3, F.1 et F.2).

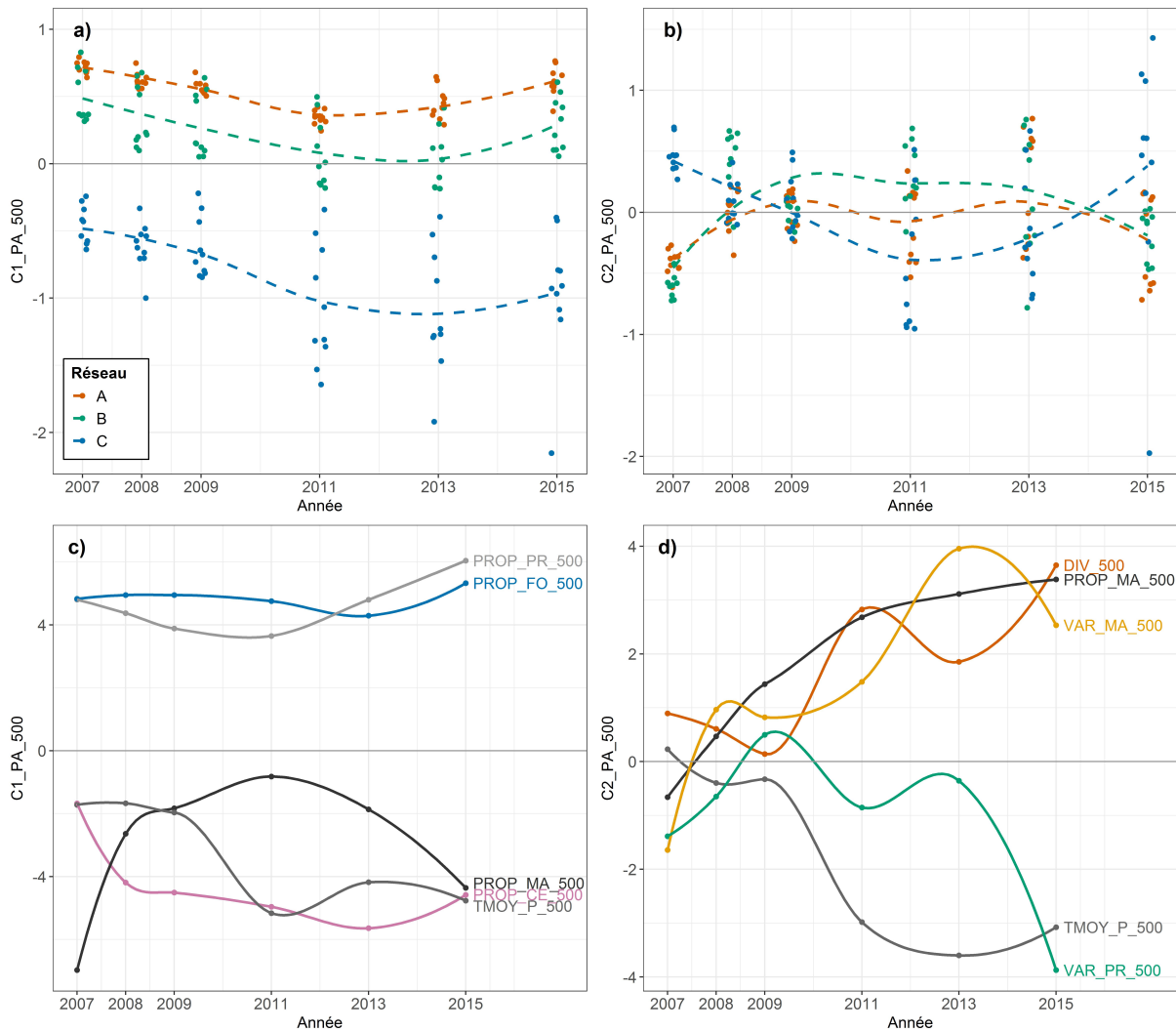


FIGURE 3.3 – ATP des métriques paysagères à 500 m - Coordonnées sur les deux premiers axes (Axe 1 : a) et c), Axe 2 : b) et d)) obtenus lors de l'ACP du compromis des bordures (a) et b)) ou des variables (c) et d)) de chaque tableau-année. Les droites en pointillés et pleines représentent respectivement la position "moyenne" des bordures et la trajectoire lissée (fonction *loess*) des variables selon le réseau. Seules les variables les plus liées à chaque axe sont représentées sur les figures c) et d). Pour le code des variables, se référer à la table 2.2.

La position sur l'axe C2\_PA\_500 de certaines bordures des réseaux A et B entre 2008 et 2013 (Figure 3.3b) s'explique par le remplacement des prairies par du maïs (Figures 3.1 et 3.2). Cela a fait augmenter la diversité du paysage et diminuer la taille des taches d'occupation du sol, deux variables liées à C2\_PA\_500 (Figure 3.1b). Dans le réseau C, les parcelles de maïs représentaient en 2007 et 2015 environ 40 % de l'occupation du sol (Figure 3.2). Mais, de 2008 à 2013, l'augmentation des surfaces de céréales d'hiver et la diminution des surfaces de prairies ont fait diminuer la diversité du paysage et augmenter la taille des taches d'occupation du sol (Figure 3.3b). Certaines bordures du réseau C suivent donc une évolution sur C2\_PA\_500 opposée à celle des bordures des réseaux A et B (Figure 3.3b). De la même manière que sur l'axe C1\_PA\_500, la dispersion des bordures sur C2\_PA\_500 est plus forte à la fin de la période d'étude en raison d'une apparente augmentation de l'hétérogénéité spatiale du paysage au sein de chaque réseau.

La projection des variables de chaque tableau-année sur C1\_PA\_500 et C2\_PA\_500 montre les variables qui contribuent chaque année à l'hétérogénéité spatiale en termes de contexte paysager à l'échelle de 500 m (Figures 3.3c et 3.3d). Sur l'axe C1\_PA\_500, globalement, les mêmes variables

(PROP\_FO\_500, PROP\_PR\_500, PROP\_MA\_500, PROP\_CE\_500, TMOY\_P\_500) permettent de différencier les bordures entre 2007 et 2015 (Figure 3.3c). La variable PROP\_FO\_500 est très stable au cours du temps (Figure 3.2).

Une hétérogénéité spatiale du paysage intra réseau s'est ajoutée à l'hétérogénéité inter réseaux présente au début de la période d'étude. En 2015, il faut considérer deux axes de variabilité (C1\_PA\_500 et C2\_PA\_500) pour décrire l'hétérogénéité spatiale globale du contexte paysager. En effet, sur l'axe C2\_PA\_500, les bordures se différencient de plus en plus les unes des autres de 2007 à 2015 selon la diversité du paysage (DIV\_500) et la taille des taches d'occupation du sol (TMOY\_P\_500). Cela s'explique par la mise en place de maïs (PROP\_MA\_500, VAR\_MA\_500) à la place de prairies (VAR\_PR\_500) autour de certaines bordures des réseaux A et B et par la présence de grandes taches de céréales d'hiver dans le réseau C (TMOY\_P\_500) (Figure 3.3d). Toutes ces variables contribuent de plus en plus à l'hétérogénéité spatiale du paysage au sein des réseaux.

L'étude des trajectoires de chaque bordure entre 2007 et les années suivantes (DC1\_PA\_500 et DC2\_PA\_500) en termes de contexte paysager à l'échelle de 500 m met en évidence les mêmes évolutions que l'étude de l'hétérogénéité spatiale entre bordures. Des graphiques présentant leur évolution figurent en annexe F (Figure F.3 et F.4).

### Dans un rayon de 50 m autour des bordures échantillonnées

Le compromis identifié lors de l'étape d'interstructure de l'ATP des métriques à 50 m représente 52.9 % de l'inertie totale des tableaux-années. Le 1<sup>er</sup> axe factoriel, C1\_PA\_50 (37.3 % de l'inertie), oppose les bordures des trois réseaux d'une façon similaire à C1\_PA\_500 (Figure 3.4a). Il les distingue en fonction des proportions des principaux types d'occupation du sol et de la variabilité inter annuelle de l'occupation du sol dans leur environnement immédiat. Cependant, l'hétérogénéité spatiale est moins liée au réseau à cette échelle. En effet, C1\_PA\_50, ne permet pas de séparer les bordures des trois réseaux aussi nettement que C1\_PA\_500. Les bordures d'un même réseau sont plus réparties sur C1\_PA\_50 mais l'hétérogénéité spatiale entre les réseaux A et C en termes de contexte paysager est toujours visible. On perçoit davantage à échelle fine (50 m) qu'à une échelle plus large (500 m) que le réseau B se caractérise par un paysage "intermédiaire". En effet, certaines bordures ont un environnement immédiat très similaire à celui des bordures du réseau C. Pour d'autres, il ressemble plus à celui des bordures du réseau A (Figure 3.4a).

Le 2<sup>e</sup> axe factoriel, C2\_PA\_50 (26.4 % d'inertie), oppose les bordures situées à côté de grandes taches d'occupation du sol (TMOY\_P\_50) et d'espaces boisés (PROP\_FO\_50) à des bordures qui sont de véritables haies arbustives ou arborées (LIN\_H\_50) (Figure 3.4b). Cette opposition s'observe au sein de chaque réseau (Figure 3.4a).

La projection des bordures de chaque tableau-année sur C1\_PA\_50 et C2\_PA\_50 montre que l'environnement immédiat des bordures a peu évolué de 2007 à 2015 (Figures 3.5a et 3.5b). L'hétérogénéité spatiale au sein des réseaux (dispersion des points) est importante et constante, en particulier au sein du réseau B (Figures 3.5a et b).

La projection des variables de chaque tableau-année sur C1\_PA\_50 indique que de façon assez constante de 2007 à 2015, les bordures se distinguent en termes de surfaces de prairies, d'espaces

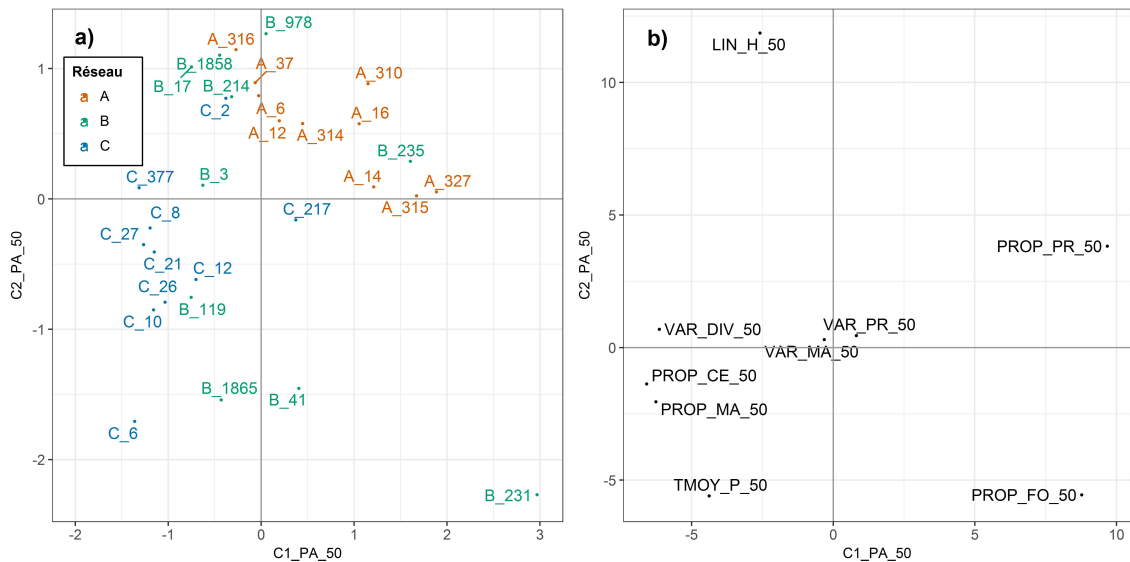


FIGURE 3.4 – ATP des métriques paysagères à 50 m - Projection des bordures (a) et des variables (b) du tableau compromis sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel. Pour le code des variables, se référer à la table 2.2.

boisés et de céréales d’hiver dans leur environnement immédiat (Figure 3.5c). En 2008, 2011 et 2013, les surfaces de maïs ont augmenté par rapport aux années précédentes dans les réseaux A et B. Elles étaient alors à peu près équivalentes autour des bordures dans les trois réseaux (Figure 3.2). Ainsi, ces années-là, les environnements immédiats des bordures des trois réseaux se distinguent autant en fonction des surfaces de maïs (PROP\_MA\_50) qu’en fonction des variations inter annuelles de ces surfaces (VAR\_MA\_50) (Figure 3.5c). De plus, la projection de VAR\_MA\_50 sur C1\_PA\_50 évolue de façon opposée à celle de VAR\_PR\_50, en raison probablement de rotations de type prairie temporaire-maïs. Ces rotations s’observent davantage dans les réseaux A et B (Figures 3.5a et 3.5c). De même, PROP\_MA\_50 et PROP\_CE\_50 évoluent de façon symétrique probablement en raison des rotations maïs-céréale d’hiver dans les réseaux B et C en particulier. Aussi, à cette échelle, les bordures se différencient en fonction des rotations qui ont lieu sur les parcelles dont elles sont les plus proches. Bien que l’occupation du sol ait subi certaines années plus de variations que d’autres, on ne distingue pas de tendance d’évolution des rotations durant la période d’étude.

Sur l’axe C2\_PA\_50, l’hétérogénéité spatiale entre les bordures en termes de linéaire de haies, de taille moyenne des taches d’occupation du sol et de proportion d’espaces boisés dans leur environnement immédiat est assez constante durant la période d’étude (Figure 3.5b).

Les trajectoires de chaque bordure entre 2007 et les années suivantes (DC1\_PA\_50 et DC2\_PA\_50) mettent en évidence la faible variabilité au cours du temps de leur environnement immédiat à cette échelle. Des graphiques présentant leur évolution figurent en annexe F (Figure F.5).





FIGURE 3.5 – ATP des métriques paysagères à 50 m - Coordonnées sur les deux premiers axes (Axe 1 : a) et c), Axe 2 : b) et d)) obtenus lors de l'ACP du compromis des bordures (a) et b)) ou des variables (c) et d)) de chaque tableau-année. Les droites en pointillés et pleines représentent respectivement la position "moyenne" des bordures et la trajectoire lissée (fonction *loess*) des variables selon le réseau. Seules les variables les plus liées à chaque axe sont représentées sur les figures c) et d). Pour le code des variables, se référer à la table 2.2.

### 3.1.2 Évolution des pratiques de gestion des bordures de parcelles

Les pratiques de gestion des bordures par les agriculteurs étaient très diverses dans les trois réseaux durant la période d'étude. Dans le réseau B, elles ont fait l'objet de plus d'interventions que dans les réseaux A et C (Table 3.1). Les bordures du réseau C ont été environ deux fois moins gérées que celles du réseau A et plus de trois fois moins que celles du réseau B. La végétation des bordures de parcelles a souvent fait l'objet de pâturage et de piétinement (PATU\_PIET). Dans les réseaux A et B, c'est la pratique la plus fréquente, alors qu'elle est très rare dans le réseau C. Les autres pratiques les plus fréquentes dans tous les réseaux étaient l'utilisation d'herbicide (PROD\_CHI), l'entretien des strates arborées (ENT\_ARBO) et arbustives (ENT\_ARBU) et la fauche ou le broyage des strates herbacées (FAUCHE\_BROY). Le labour (LABOUR), le piétinement (PIET) et l'abattage d'arbres (ABATT) étaient rares (Table 3.1).

Lors de l'ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures, les valeurs propres associées à chaque tableau lors de l'étape d'interstructure sont toutes de même signe (Figure F.6). Cela

Réseau	A	B	C	Somme
<i>Abattage d'arbres (ABATT)</i>	0	3	0	<b>3</b>
<i>Entretien des strates arborées (ENT_ARBO)</i>	4	9	2.5	<b>15.5</b>
<i>Entretien des strates arbustives (ENT_ARBU)</i>	2	5.5	1	<b>8.5</b>
<i>Pâturage ou piétinement (PATU_PIET)</i>	10	12	1	<b>23</b>
<i>Fauche ou broyage (FAUCHE_BROY)</i>	3	2	2.5	<b>7.5</b>
<i>Labour (LABOUR)</i>	0	1.5	0	<b>1.5</b>
<i>Utilisation d'herbicide (PROD_CHI)</i>	5.5	8.5	6.5	<b>20.5</b>
<i>Piétinement (PIET)</i>	1.5	1.5	0	<b>3</b>
<b>Somme</b>	<b>26</b>	<b>43</b>	<b>13.5</b>	

TABLE 3.1 – Description de la gestion des bordures échantillonnées selon la pratique de gestion et le réseau. Les valeurs présentées correspondent à la somme de toutes les valeurs (0, 0.5 ou 1) correspondant à chaque pratique de gestion dans chaque réseau. Les valeurs 0.5 et 1 indiquent respectivement qu'un seul ou les deux côtés de la bordure ont fait l'objet de la pratique de gestion

signifie qu'une structure commune existe malgré l'hétérogénéité des réseaux en termes de gestion des bordures, la forte variabilité inter annuelle de cette gestion et la faible part d'inertie représentée par le compromis (26 %). Le 1<sup>er</sup> axe identifié lors de l'ACP du compromis, C1\_GE (42.9 % de l'inertie), est fortement lié à la pratique de pâturage et de piétinement des bordures (PATU\_PIET) (Figure 3.6b). Le 2<sup>e</sup> axe, C2\_GE (36.4 % de l'inertie), permet de séparer les bordures de parcelles dont les strates arborées et arbustives ont été taillées (ENT\_ARBO, ENT\_ARBU) ou dont la strate herbacée a subi un traitement herbicide (PROD\_CHI) des bordures soumises à d'autres pratiques de gestion (Figure 3.6b). Les bordures du réseau B, gérées plus fréquemment que les autres, occupent les positions les plus extrêmes sur ces deux axes (Figure 3.6a). Le labour, l'abattage d'arbres, le piétinement, la fauche ou le broyage de la végétation, pratiques de gestion plus rares, sont peu liés aux axes comme l'indique leur position au centre du plan factoriel (Figure 3.6b).

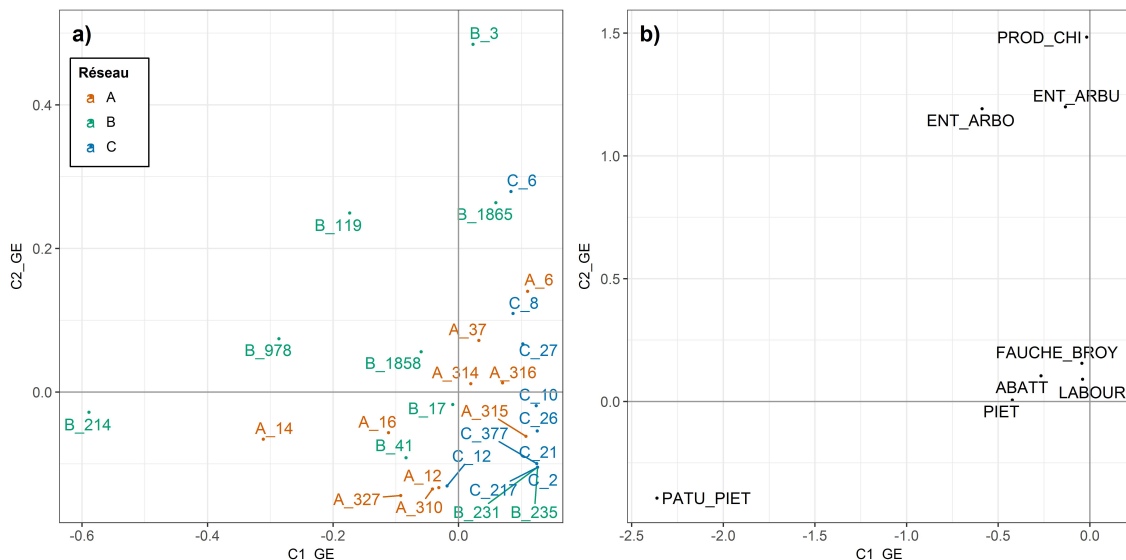


FIGURE 3.6 – ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures échantillonnées - Projection des bordures (a) et des variables (b) du tableau compromis sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel. Pour le code des variables, se référer à la table 2.1.

Lors de la projection des bordures de chaque tableau-année sur C1\_GE, les bordures du réseau C se caractérisent par une quasi-absence de pâturage et de piétinement des bordures (Figure 3.7a). La position de la projection des bordures des réseaux A et B subit plus de variations sur C1\_GE (Figure

3.7a) car elles sont plus souvent pâturées. La variable PATU\_PIET est chaque année celle qui est la plus liée à C1\_GE (Figure 3.7c).

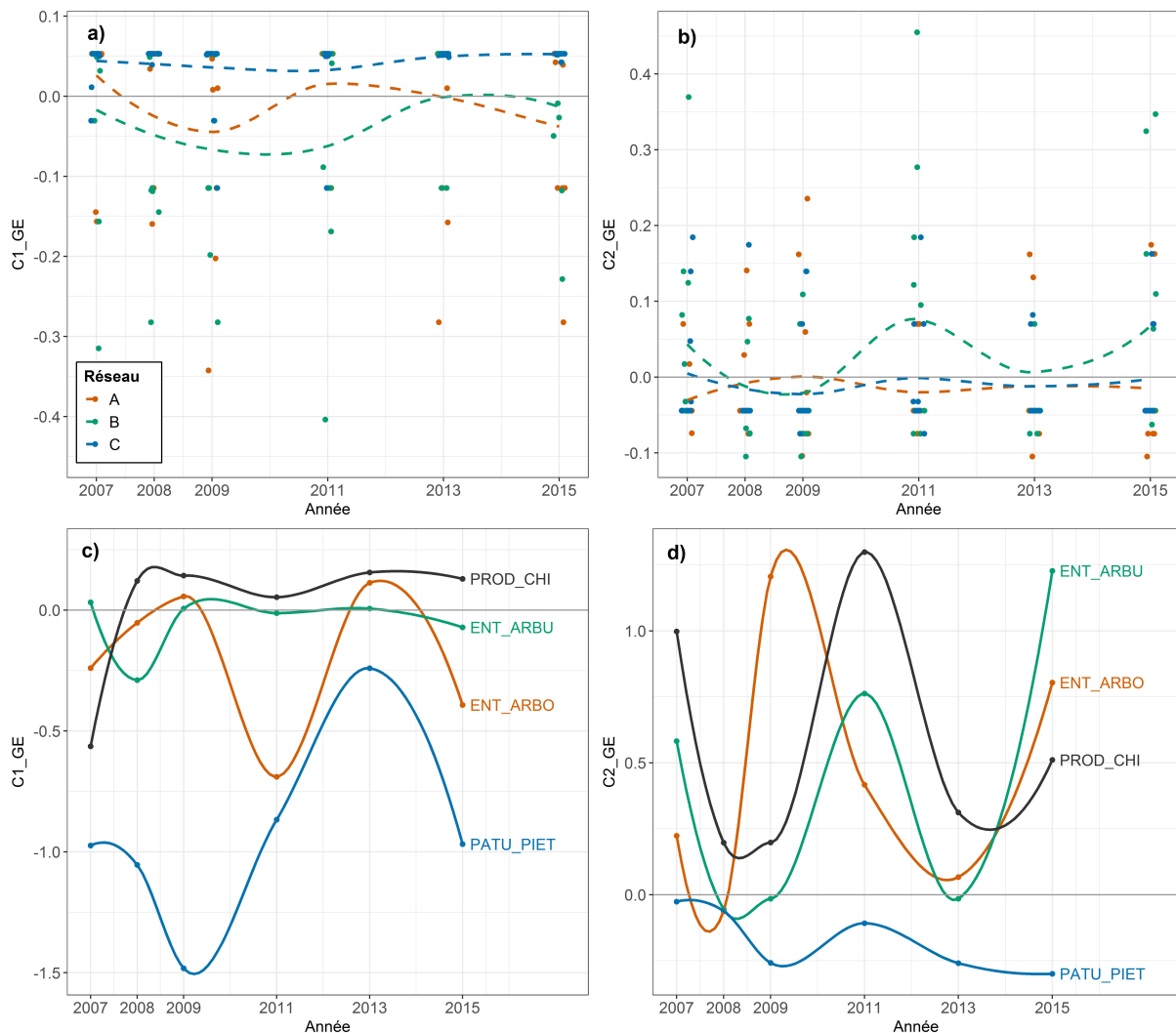


FIGURE 3.7 – ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures - Coordonnées sur les deux premiers axes (Axe 1 : a) et c), Axe 2 : b) et d)) obtenus lors de l'ACP du compromis des bordures (a) et b)) ou des variables (c) et d)) de chaque tableau-année. Les droites en pointillés et pleines représentent respectivement la position "moyenne" des bordures et la trajectoire lissée (fonction *loess*) des variables selon le réseau. Seules les variables les plus liées à chaque axe sont représentées sur les figures c) et d). Pour le code des variables, se référer à la table 2.1.

De façon générale, l'ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures indique que celle-ci est soumise à une forte variabilité inter annuelle en raison du caractère cyclique de l'entretien de la végétation, en particulier dans le réseau B (Figures 3.7b et 3.7d). Pour autant, la diversité et la fréquence de chaque pratique de gestion n'a pas évolué au cours du temps. L'étude de la trajectoire temporelle des bordures au cours du temps en termes de gestion (DC1\_GE et DC2\_GE) n'a pas permis d'identifier de tendance d'évolution entre 2007 et les années suivantes (Figure F.7). Une simple analyse de la fréquence de chaque pratique de gestion a également permis de confirmer ce résultat (Figure G.1).

## 3.2 Évolution de la richesse spécifique des assemblages d'espèces de carabes au cours du temps

Au total, 85 espèces<sup>1</sup> ont été identifiées durant les suivis (Table H.1). Le réseau B présente la plus forte richesse spécifique (79 espèces). 69 espèces ont été piégées dans les réseaux A et C. Il y a une forte variabilité entre les bordures : chaque année en moyenne ( $\pm$  SD),  $17.1 \pm 5.5$ ,  $20.7 \pm 4.9$  et  $18.0 \pm 4.2$  espèces étaient présentes dans les bordures des réseaux A, B et C respectivement.

La richesse spécifique n'a pas varié de façon significative au cours du temps dans le réseau A, mais la baisse était significative dans les réseaux B et C selon les modèles linéaires mixtes généralisés testant l'effet de la variable "Année" (Tables 3.2 et H.2).

Réseau	A	B	C
Richesse spécifique	↘	↘*	↘*
<b>Diversité <math>\beta</math> spatiale</b>			
<i>Indice de Sørensen - ensemble</i> <sup>1</sup>	∅	↗	∅
<i>Indice de Sørensen - par réseau</i>	↘	↗*	↘
<b>Diversité <math>\beta</math> temporelle</b>			
<i>Indice de Sørensen</i>	↗	↗*	↗*
<i>Indice de turnover</i>	↗	↘	↗
<i>Indice de nestedness</i>	↗	↗	↗
<b>Activité-densité</b>			
<i>Toutes espèces confondues</i>	↘	↘	↘*
<i>Très petites espèces</i>	↘*	↘*	↘*
<i>Petites espèces</i>	↘	↘	↘
<i>Espèces moyennes</i>	↗	↘	↘*
<i>Grandes espèces</i>	↗	↗*	↗

<sup>1</sup> Résultat concernant l'ensemble des bordures et non pas celles du réseau B uniquement.

TABLE 3.2 – Évolution au cours du temps des variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes. Les flèches montantes et descendantes indiquent respectivement une augmentation ou une diminution de la variable entre 2007 et 2015. Les astérisques (\*) indiquent que le paramètre associé à la variable quantitative *Année* est significativement différent de 0 ( $p < 0.05$ ). Les valeurs de test et les p-valeurs sont présentées dans la table H.2.

## 3.3 Évolution de la diversité $\beta$ au cours du temps

### 3.3.1 Diversité $\beta$ spatiale

La diversité  $\beta$  spatiale (indice de Sørensen inter bordures) n'a pas varié de façon significative sur l'ensemble des réseaux au cours du temps (Table 3.2). Il n'y a que dans le réseau B qu'elle a augmenté de façon significative de 2007 à 2015 (Table 3.2).

Quels que soient le réseau et l'année considérés, en moyenne, l'indice de Sørensen prenait des valeurs de l'ordre de 0.4, ce qui signifie que la composition des assemblages d'espèces de carabes était hétérogène<sup>2</sup> d'une bordure à une autre (Annexe B).

1. Sans compter les différentes espèces du genre *Amara* identifiées après 2008

2. L'indice de Sørensen inter bordures vaut en moyenne ( $\pm$ SD)  $0.46 \pm 0.06$ ,  $0.43 \pm 0.06$ ,  $0.42 \pm 0.06$  et  $0.38 \pm 0.05$  à l'échelle de l'ensemble des réseaux, des réseaux A, B et C respectivement. Avec l'indice de Jaccard, on obtient les valeurs de  $0.62 \pm 0.05$ ,  $0.59 \pm 0.05$ ,  $0.58 \pm 0.06$  et  $0.54 \pm 0.05$  respectivement.

### 3.3.2 Diversité $\beta$ temporelle

La diversité  $\beta$  temporelle (indice de Sørensen inter annuel) n'a pas varié significativement dans le réseau A mais a augmenté de façon significative au cours du temps dans les réseaux B et C (Table 3.2). Ainsi, la composition des assemblages d'espèces présents au niveau des bordures de ces réseaux s'est différenciée de plus en plus de ce qu'elle était en 2007 de 2008 à 2015.

Globalement, lors de la comparaison des assemblages d'espèces des bordures entre 2007 et chacune des années suivantes, l'indice de Sørensen inter annuel prend des valeurs de l'ordre de 0.4 ce qui traduit une importante variabilité des assemblages d'une année à l'autre. Néanmoins, quel que soit le réseau, il n'y a eu aucune tendance significative d'évolution de la composante de la diversité  $\beta$  temporelle liée au *turnover* (Table 3.2), indiquant un renouvellement constant des espèces.

## 3.4 Évolution de l'activité-densité des assemblages d'espèces de carabes au cours du temps

### 3.4.1 Activité-densité totale

Au total, 34 439 individus ont été piégés dans les bordures (Table H.1). C'est dans le réseau C que le plus de carabes ont été piégés (12 169 individus), suivi des réseaux B (11 746 individus) et A (10 524 individus). L'activité-densité totale n'a pas évolué de façon significative au cours du temps dans les réseaux A et B, mais a diminué significativement dans le réseau C (Table 3.2).

### 3.4.2 Activité-densité selon la taille des espèces de carabes

Tous réseaux confondus, les espèces de taille moyenne ont été les plus fréquemment piégées au niveau des bordures de parcelles (17 634 individus), suivies des espèces de petite taille (6 722 individus), de très petite taille (5 931 individus) et de grande taille (4 152 individus) (Table H.1).

L'activité-densité des espèces de très petite taille a diminué de façon significative au cours du temps dans les trois réseaux (Table 3.2). Une analyse complémentaire a permis de vérifier que cette tendance n'était pas causée uniquement par la diminution de l'activité-densité de *Bembidion lampros*, espèce dominante en termes d'activité-densité pour cette classe de taille (Figure 3.8). Dans le réseau B, la diminution est significative bien que faible (Figure 3.8).

L'activité-densité des espèces de taille moyenne a diminué de façon significative dans le réseau C, mais n'a pas évolué dans les réseaux A et B (Table 3.2). Il n'y a pas eu non plus d'évolution significative de l'activité-densité des espèces de petite taille dans tous les réseaux ni de celle des espèces de grande taille dans les réseaux A et C (Table 3.2). En revanche, l'activité-densité des espèces de grande taille a augmenté dans le réseau B. Une analyse complémentaire a montré que cette tendance était causée par l'augmentation de l'activité-densité d'*Abax parallelepipedus* et de *Carabus violaceus purpurascens*, deux espèces qui représentent à elles seules 50.5 % de l'activité-densité totale des espèces de grande taille sur toute la période d'étude (Table H.1).

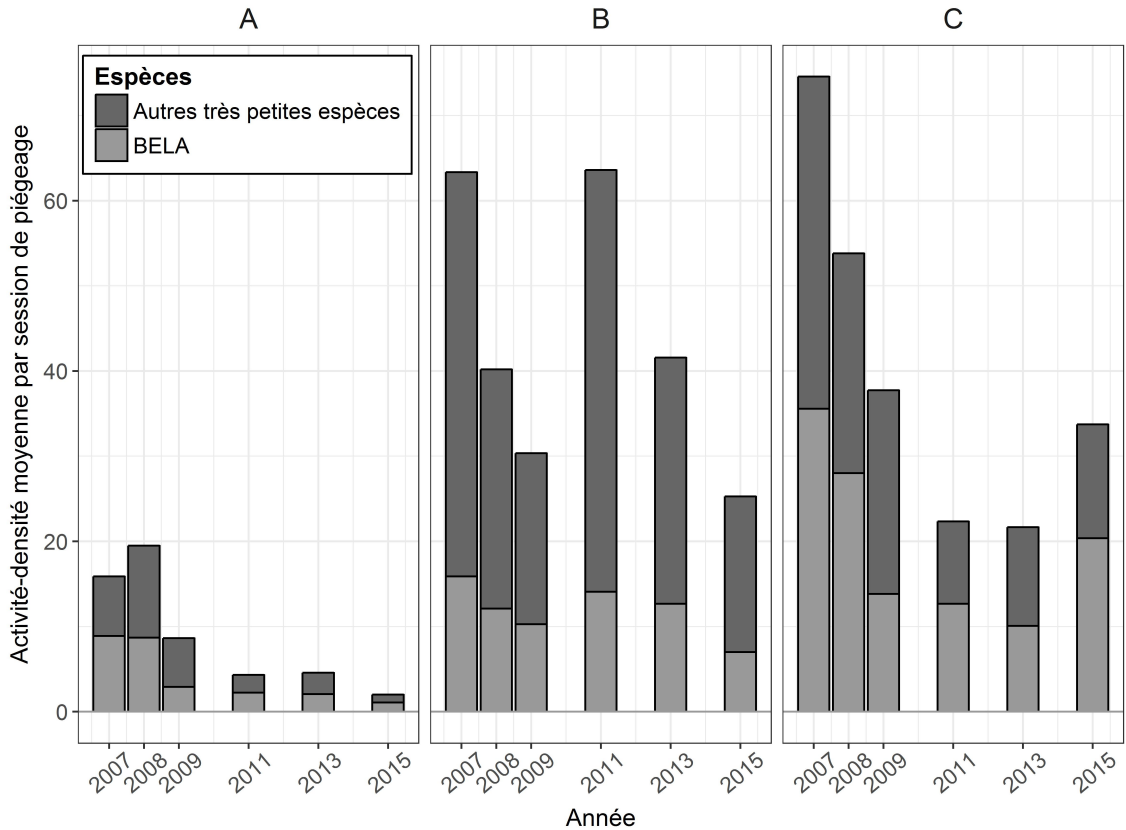


FIGURE 3.8 – Évolution de l'activité-densité moyenne annuelle par session de piégeage des très petites espèces selon le réseau. Les activités-densités de *Bembidion lampros* (BELA) sont présentées.

### 3.5 Effets respectifs du paysage et des pratiques de gestion des bordures de parcelles sur les assemblages d'espèces

Les corrélations dans chaque réseau entre les variables issues des trois ATP (variables explicatives dans les modèles) et les variables utilisées pour réaliser les ATP (métriques paysagères, pratiques de gestion) (Table D.1) permettent de faire le lien entre chaque variable explicative et le contexte paysager ou la pratique de gestion qu'elle représente. Dans les modèles testant les effets des variables issues des trois ATP sur les assemblages d'espèces de carabes, certaines variables explicatives n'ont pas été utilisées. Il n'était pas possible d'interpréter leur signification car elles étaient faiblement corrélées aux métriques paysagères et aux pratiques de gestion des bordures ( $|r_{pearson}| < 0.6$ ). Il s'agit de : DC1\_PA\_50 et DC2\_PA\_50 dans le réseau A, de DC1\_GE et DC2\_GE dans le réseau B, de DC1\_PA\_50, DC2\_PA\_50 et DC2\_GE dans le réseau C. D'autres variables n'ont pas été incluses simultanément dans les modèles car elles étaient trop fortement corrélées entre elles ( $|r_{pearson}| \geq 0.7$ ) : dans le réseau A, C1\_PA\_50 et C2\_PA\_50 ; dans le réseau C, C1\_PA\_500 et C2\_PA\_500, d'une part, et DC1\_PA\_500 et DC2\_PA\_500 d'autre part. Seuls les effets des variables qui sont significatifs dans le *full averaged model* lors de la procédure d'inférence multi-modèles sont commentés par la suite.

#### 3.5.1 Effets sur la richesse spécifique des carabes

La méthode d'inférence multi-modèles n'a révélé aucun effet des variables issues des ATP, qu'elles décrivent le paysage ou les pratiques de gestion, sur la richesse spécifique des carabes (Table 3.3).

Réseau	A	B	C
<b>Richesse spécifique</b>	-	-	-
<b>Diversité <math>\beta</math> spatiale</b>			
<i>Indice de Sørensen - ensemble</i> <sup>1</sup>	∅	C1_PA_50 (+)	∅
<i>Indice de Sørensen - par réseau</i>	-	C1_PA_500 (-) C1_PA_50 (+) C2_GE (+)	C2_PA_500 (-)
<b>Diversité <math>\beta</math> temporelle</b>			
<i>Indice de Sørensen</i>	DC2_PA_500 (-)	-	-
<i>Indice de turnover</i>	-	-	-
<b>Activité-densité</b>			
<i>Toutes espèces confondues</i>	-	-	C1_PA_500 (+) <sup>2</sup> C2_PA_500 (+) C1_GE (-)
<i>Très petites espèces</i>	C1_PA_500 (+) C1_PA_50 (-)	-	C1_PA_500 (+) <sup>2</sup> C2_PA_500 (+)
<i>Petites espèces</i>	-	C1_PA_50 (-) C1_PA_50 (-)	-
<i>Espèces moyennes</i>	-	-	C1_PA_500 (+) <sup>2</sup> C2_PA_500 (+) C1_GE (-) C2_GE (-)
<i>Grandes espèces</i>	-	C1_PA_500 (-)	C1_GE (-)

<sup>1</sup> Résultat concernant l'ensemble des bordures et non pas celles du réseau B uniquement.

<sup>2</sup> C2\_PA\_500 n'a un effet significatif que dans les modèles sans C1\_PA\_500.

TABLE 3.3 – Synthèse des résultats obtenus lors de la modélisation de l'effet des variables synthétiques obtenues lors des ATP sur les variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes. Les + et les - indiquent respectivement une relation positive ou négative entre les variables. Ne sont présentés que les effets des variables obtenues par ATP qui sont significatifs dans le *full averaged model* lors de la procédure d'inférence multi-modèles. Pour le code des variables, se référer à la table 2.6. Des résultats plus détaillés sont présentés dans la table 1.1.

### 3.5.2 Effets sur la diversité $\beta$

#### Diversité $\beta$ spatiale

Les analyses des effets des variables issues des ATP montrent que la diversité  $\beta$  spatiale varie de façon significative selon le contexte paysager et, dans une moindre mesure, selon les pratiques de gestion des bordures.

La diversité  $\beta$  spatiale calculée à l'échelle de l'ensemble des réseaux augmente le long de l'axe C1\_PA\_50, traduisant un effet positif de la proportion de prairies et d'espaces boisés dans l'environnement immédiat des bordures. Ainsi, les bordures situées à proximité immédiate de surfaces importantes d'espaces boisés et de prairies ont des assemblages d'espèces qui se distinguent nettement des autres bordures des trois réseaux.

Dans le réseau A, aucune variable n'a d'effet significatif sur la diversité  $\beta$  spatiale (Table 3.3). Dans le réseau B, la diversité  $\beta$  spatiale est expliquée par l'hétérogénéité spatiale du paysage à l'échelle de 50 m et de 500 m et des pratiques de gestion des bordures. En effet, la variable C1\_PA\_500 a un effet négatif sur la diversité  $\beta$  spatiale alors que les variables C1\_PA\_50 et C2\_GE ont un effet positif sur cette variable. Cela indique que les assemblages d'espèces de carabes étaient plus similaires dans les bordures entourées de fortes proportions d'espaces boisés et de prairies à 500 m (positivement corrélées à C1\_PA\_500 dans ce réseau, table D.1). Au contraire, les assemblages d'espèces étaient plus différents d'une bordure à l'autre dans les bordures situées à proximité immédiate (50 m) de prairies

ou d'espaces boisés. De même, les bordures gérées par entretien de la strate arbustive et traitement à l'herbicide de la strate herbacée ont eu tendance à présenter des assemblages d'espèces plus différents que les bordures soumises à d'autres pratiques de gestion.

Dans le réseau C, seule la variable C2\_PA\_500 a un effet négatif sur la diversité  $\beta$  spatiale. Aussi, les assemblages d'espèces étaient plus hétérogènes dans les bordures situées dans un contexte paysager caractérisé à 500 m par beaucoup de maïs (et peu de céréales d'hiver), un paysage diversifié et de petites taches d'occupation du sol.

### **Diversité $\beta$ temporelle**

Les résultats montrent très peu d'effet des variables issues des ATP sur la diversité  $\beta$  temporelle (indice de Sørensen inter annuel). Une seule variable représentant l'évolution du paysage, DC2\_PA\_500, a un effet négatif sur la diversité  $\beta$  temporelle dans le réseau A (Table 3.3). Ainsi, l'évolution du contexte paysager à 500 m vers une augmentation du maïs au détriment des prairies s'est accompagnée d'une homogénéisation de la composition des assemblages d'espèces.

### **3.5.3 Effets sur l'activité-densité des assemblages d'espèces de carabes**

#### **Activité-densité totale**

Dans les réseaux A et B, il n'y a aucune relation significative entre les variables calculées lors des ATP et l'activité-densité totale des carabes (Table 3.3). Dans le réseau C, les variables C1\_PA\_500 et C2\_PA\_500, corrélées entre elles dans ce réseau ( $r_{pearson} = 0.76$ ), ont chacune un effet positif sur l'activité-densité totale (Table 3.3). Cela signifie que l'activité-densité était plus faible dans les bordures entourées de céréales d'hiver et de grandes taches d'occupation du sol à 500 m, que dans celles entourées de prairies, de maïs et d'un paysage diversifié. De plus, C1\_GE a un effet négatif sur l'activité-densité dans ce réseau. Cela indique un effet positif du pâturage et du piétinement des bordures sur l'activité-densité totale des carabes.

#### **Activité-densité selon la taille des espèces de carabes**

##### *Très petites espèces*

Dans les réseaux A et C, la variable C1\_PA\_500 (et C2\_PA\_500 dans le réseau C) a un effet positif sur l'activité-densité des espèces de très petite taille (Table 3.3). Il met en évidence un effet positif de la présence de prairies à une échelle large dans le paysage sur l'activité-densité de ces espèces au niveau des bordures de parcelles. Dans le réseau A, la variable C1\_PA\_50 a un effet négatif sur l'activité-densité des espèces de très petite taille. Cet axe est corrélé positivement dans ce réseau à la proportion de prairies dans l'environnement immédiat des bordures mais également corrélé négativement au linéaire de haies calculé à une échelle locale (Table D.1). Cela indique que l'activité-densité de ces espèces est défavorisée par la présence de prairies mais favorisée par la présence de haies dans l'environnement immédiat des bordures. Dans le réseau B, aucune relation significative n'est apparue entre les variables explicatives et l'activité-densité des très petites espèces.

##### *Petites espèces*

Dans les réseaux A et C, aucune relation significative n'est apparue entre les variables explicatives et l'activité-densité des petites espèces. Dans le réseau B, les variables C1\_PA\_50 et C2\_PA\_50 ont toutes deux un effet négatif sur l'activité-densité des petites espèces (Table 3.3). Cela indique un effet négatif de la présence de prairies et d'espaces boisés (C1\_PA\_50) et de haies arbustives ou arborées



(C2\_PA\_50) à proximité des bordures sur l'activité-densité de ces espèces.

#### *Espèces moyennes*

Il n'y a que dans le réseau C que les variables explicatives ont des effets significatifs sur les espèces moyennes. L'effet des variables C1\_PA\_500, C2\_PA\_500 et C1\_GE est de même nature que celui de ces mêmes variables sur l'activité-densité toutes espèces confondues dans ce même réseau (Table 3.3). De plus, la variable C2\_GE, positivement corrélée à l'utilisation d'herbicide au niveau des bordures du réseau C ( $r_{pearson} = 0.83$ ) a un effet négatif sur l'activité-densité des espèces moyennes.

#### *Grandes espèces*

Dans le réseau A, les variables explicatives n'ont aucun effet significatif sur les grandes espèces. En revanche, dans le réseau B, la variable C1\_PA\_500 a un effet négatif sur leur activité-densité (Table 3.3). Des analyses complémentaires ont révélé que cet effet était lié à la réponse des espèces *A. parallelepipedus* et *C. violaceus purpurascens* à cette variable. Dans le réseau C, la variable C1\_GE a un effet négatif significatif sur l'activité-densité des grandes espèces, indiquant un effet positif du pâturage et du piétinement des bordures sur l'activité-densité de ces espèces.

De façon générale, les paramètres associés à C1\_GE et C2\_GE, estimés par les modèles, ont des valeurs plus faibles que ceux associés aux variables issues des deux ATP des métriques paysagères (Table I.1).

## 4. Discussion

### 4.1 Vérification des hypothèses

#### 4.1.1 Évolution du paysage et des pratiques de gestion des bordures de parcelles au cours du temps

##### Évolution du paysage

L'hypothèse d'une diminution de l'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage au cours du temps entre 2007 et 2015 ne s'est pas vérifiée. D'une part, les contrastes entre les contextes paysagers (hétérogénéité spatiale du paysage) des trois réseaux ne se sont pas atténués. D'autre part, ils ont augmenté au sein de chaque réseau. Le contexte paysager n'a pas suivi la même trajectoire temporelle dans tous les réseaux. Par ailleurs, les trajectoires paysagères sont plus apparentes à une échelle large. À une échelle locale, on perçoit davantage les changements inter annuels de composition du paysage liés aux rotations.

##### *Hétérogénéité spatiale du paysage "inter réseaux"*

La zone d'étude se caractérise par une forte hétérogénéité spatiale entre réseaux en termes de contexte paysager. Dans le réseau A et une grande partie du réseau B, les surfaces de prairies dominaient le paysage en raison de la présence d'élevage laitier. Elles ont diminué jusqu'en 2011, remplacées par des cultures annuelles. L'augmentation de la part de l'ensilage de maïs dans les rations des vaches laitières (Peeters, 2009) est une cause probable à cette diminution. De plus, à une échelle locale, on s'aperçoit qu'il y a de nombreuses rotations de type maïs-prairie temporaire dans les réseaux A et B. En 2013 et 2015, les surfaces de prairies ont augmenté car des agriculteurs ont fait le choix de remettre des prairies en place dans ces secteurs. Mais la variation de ces surfaces n'a pas eu la même ampleur autour de toutes les bordures des réseaux A et B. Cela pourrait s'expliquer par les contraintes qui déterminent les choix d'occupation du sol faits par les agriculteurs. Dans le réseau A par exemple, la plupart des parcelles aux alentours des bordures étudiées étaient exploitées par le même agriculteur. Il a peut-être fait le choix de maintenir davantage de prairies dans ce secteur situé à proximité du siège de son exploitation de type polyculture-élevage laitier pour faciliter la gestion de son troupeau.

C'est dans le réseau C et certains secteurs du réseau B, dominés par les cultures annuelles, que le contexte paysager a le plus évolué en raison d'une diminution supplémentaire des surfaces de prairies, déjà faibles en 2007. De plus, la proportion de maïs et de céréales d'hiver y a fluctué durant la période d'étude probablement en raison de rotations de type maïs-céréale d'hiver. Dans ces secteurs de la zone d'étude, de nombreuses parcelles contiguës sont exploitées par des agriculteurs différents dont le siège d'exploitation est parfois éloigné. Sur ces parcelles, ils cultivent préférentiellement du maïs ou des céréales d'hiver selon le contexte économique. Aussi, l'augmentation du prix des céréales d'après 2007

(Stoate *et al.*, 2009) peut expliquer l'augmentation des surfaces de céréales d'hiver, observée de façon générale à partir de 2008. Les données disponibles permettaient d'étudier la taille des taches d'occupation du sol qui est seulement une approximation de la taille des parcelles. Les résultats indiquent que la taille de ces taches a augmenté dans certains secteurs des réseaux B et C en particulier, en raison de la mise en place de cultures identiques sur des parcelles contiguës.

Ces différences de contexte paysager rappellent les observations de Millán de la Peña *et al.* (2003) faites dans une zone d'étude proche (Côtes d'Armor) une quinzaine d'années plus tôt. Ils distinguaient d'une part, des paysages dominés par les prairies, dans lesquels se trouvaient également des parcelles de maïs et dont la production était destinée aux exploitations laitières ; et d'autre part, des paysages dominés par les cultures annuelles dont la production était destinée aux élevages porcins et avicoles. On peut penser que ce patron paysager est également en place dans la zone d'étude depuis de nombreuses années. Cependant, il continue d'évoluer et de façon différente selon les réseaux.

#### *Hétérogénéité spatiale du paysage "intra réseau"*

En plus des fortes différences en termes de paysage entre les trois réseaux étudiés, il y a des différences au sein de chaque réseau. Or, ces dernières ont augmenté au cours du temps. Les surfaces de maïs n'ont pas évolué autour de toutes les bordures d'un même réseau de la même façon. Par conséquent, la diversité du paysage, la taille des taches d'occupation du sol et la proportion de maïs dans le paysage ont également varié au sein des réseaux. Aussi, la prise en compte de ces facteurs de l'hétérogénéité spatiale du paysage "intra réseau" permet désormais d'améliorer la description de l'hétérogénéité globale du paysage.

#### *Hétérogénéité temporelle du paysage*

Les résultats ont montré que l'hétérogénéité temporelle du paysage était importante mais qu'elle était restée stable. En effet, la composition du paysage s'est modifiée de façon relativement constante d'une année sur l'autre en fonction de rotations de type prairie temporaire-maïs ou maïs-céréale d'hiver. Ces rotations sont simples dans le sens où elles concernent peu de types de cultures différents mais on ne peut pas dire qu'elles se soient simplifiées durant la période d'étude à partir de ces résultats.

De manière générale, l'évolution de l'hétérogénéité du paysage au cours du temps était davantage perceptible à une échelle large (500 m), alors que l'évolution inter annuelle de la composition du paysage était perceptible à une échelle plus locale (50 m). Cela renforce la nécessité de considérer le paysage à plusieurs échelles car la variabilité des métriques décrivant la structure du paysage et les corrélations qui existent entre elles peuvent fortement varier selon l'échelle (Purtauf *et al.*, 2005b). Cela est d'autant plus important dans le cadre de cette étude que les différentes espèces de carabes répondent à la structure du paysage à des échelles différentes (Aviron *et al.*, 2005; Winqvist *et al.*, 2014).

### **Évolution des pratiques de gestion des bordures de parcelles**

Contrairement à l'hypothèse formulée, la fréquence et la diversité des pratiques de gestion des bordures n'ont pas diminué de 2007 à 2015. Les agriculteurs ont continué à les gérer de façon assez constante. Il y a cependant une forte hétérogénéité entre réseaux en termes de gestion des bordures. Le pâturage des bordures est plus fréquemment observé sur les bordures des réseaux A et B, certainement en raison de la présence d'élevage laitier et de prairies pâturées. Dans les secteurs des réseaux B et C

où ce sont les cultures annuelles qui dominant, la gestion la plus fréquente consiste à tailler les strates arbustives et arborées et à éliminer la végétation herbacée des bordures de parcelles pour faciliter les travaux agricoles et réduire l'ombre sur les cultures. Ces résultats concordent parfaitement avec la description des pratiques de gestion des bordures faite par Baudry *et al.* (1998) dans la zone d'étude.

Les données à disposition ne font toutefois pas de distinction entre l'élagage de branches gênant le passage des engins agricoles et l'émondage des arbres d'une haie<sup>1</sup>. Elles ne permettent donc pas de vérifier si l'entretien traditionnel des haies bocagères par émondage est moins fréquent qu'auparavant, comme d'autres travaux l'ont montré (Lotfi *et al.*, 2010; Pointereau, 2002).

#### 4.1.2 Évolution de la diversité des assemblages d'espèces de carabes au cours du temps

Contrairement à l'hypothèse formulée, la richesse spécifique des carabes n'est pas restée stable au cours du temps sur l'ensemble de la zone d'étude et les assemblages d'espèces de carabes des bordures étudiées ne se sont pas homogénéisés.

##### Richesse spécifique

Si la richesse spécifique est restée stable dans le réseau A, elle a diminué au cours du temps au niveau des bordures des réseaux B et C, autour desquelles le contexte paysager a le plus évolué durant la période d'étude. Cependant, les modèles n'ont révélé aucun lien entre la richesse spécifique et les variables décrivant l'évolution du contexte paysager ou la gestion des bordures. Cela peut être dû au choix de métriques paysagères inappropriées. En outre, des modifications du paysage et de la gestion des bordures, antérieures à 2007, pourraient expliquer la diminution de la richesse spécifique observée dans les réseaux B et C. En effet, les assemblages de carabes peuvent réagir avec un délai de réponse (*time-lag*) (Alignier et Aviron, *in press*; Petit et Burel, 1998). Enfin, d'autres études ont montré que l'hétérogénéité spatio-temporelle du paysage expliquait peu la richesse spécifique des assemblages de carabes (Bertrand *et al.*, 2015; Rusch *et al.*, 2013).

##### Diversité $\beta$ spatiale

À l'échelle des trois réseaux, la diversité  $\beta$  spatiale des assemblages d'espèces n'a pas évolué de façon significative au cours du temps. À l'échelle de chaque réseau, elle n'a augmenté que dans le réseau B. Les variables décrivant l'évolution du paysage et de la gestion des bordures permettent d'expliquer les différences entre bordures en termes de composition spécifique des assemblages. Cependant, ce ne sont pas les mêmes variables qui déterminent la diversité  $\beta$  spatiale selon le réseau dans lequel se trouvent les bordures. La différenciation des assemblages d'espèces dans le réseau B s'explique par la mise en place de maïs à la place de prairies à une échelle large (500 m). De plus, dans le réseau B, tout comme à l'échelle de l'ensemble des réseaux, les bordures à proximité immédiate (50 m) d'espaces boisés et de prairies présentaient des assemblages d'espèces plus différents de ceux des autres bordures. Les surfaces d'espaces boisés et de prairies mesurées à cette échelle ont peu évolué. Cependant, les bordures situées à proximité d'espaces boisés et de prairies se sont probablement différenciées de plus en plus de celles qui étaient entourées par de grandes surfaces de maïs et par peu de prairies à une échelle plus large (500 m). L'augmentation de l'hétérogénéité spatiale du paysage au cours du temps au sein de ce réseau au paysage bocager "intermédiaire" pourrait ainsi avoir provoqué une divergence de composition des assemblages d'espèces de carabes, comme dans l'étude d'Augenstein *et al.* (2012).

---

1. L'émondage consiste généralement à tailler la grande majorité des branches de l'arbre autour de la cime.

De plus, dans le réseau B, l'entretien des strates arbustives et le traitement à l'herbicide de la végétation des bordures rendent les assemblages d'espèces qu'elles hébergent plus différents. Étant donné que la gestion des bordures n'a pas évolué, ce résultat ne permet pas d'expliquer l'augmentation de la diversité  $\beta$  spatiale. Néanmoins, la répétition de ces pratiques à une fréquence relativement constante a probablement sélectionné au cours du temps les espèces qui les tolèrent. En effet, les modifications de la structure de la végétation des bordures que ces pratiques induisent peuvent influencer sur la composition spécifique des assemblages de carabes des bordures (Hassall *et al.*, 1992, in Alignier et Aviron, *in press*). Ce résultat suggère donc que la gestion des bordures constitue un filtre environnemental contribuant à la diversité  $\beta$  spatiale.

L'existence d'un lien entre l'hétérogénéité spatiale du paysage et de sa gestion et les différences de composition spécifique des assemblages d'espèces de carabes (Clough *et al.*, 2007) paraît en accord avec mes résultats. Néanmoins, le mode de calcul de la diversité  $\beta$  spatiale ici utilisé ne permet pas de prendre en compte la cooccurrence de certaines espèces dans plus de deux assemblages, ce qui peut modifier les résultats (Baselga, 2013a) (Annexe B). Dans certains réseaux, la richesse spécifique des bordures a diminué en même temps que la diversité  $\beta$  spatiale a augmenté. On peut se demander si, dans ces cas-là, la diversité  $\gamma$  à l'échelle du réseau est restée stable.

#### 4.1.3 Évolution de l'activité-densité au cours du temps

L'activité-densité totale des assemblages de carabes n'est pas restée stable dans toute la zone d'étude de 2007 à 2015. L'hypothèse d'une diminution ou d'un remplacement des grandes espèces de carabes par des espèces de plus petite taille ne s'est pas non plus vérifiée.

Les résultats montrent que l'activité-densité totale des carabes des bordures n'a pas évolué de façon significative dans les réseaux aux paysages les plus "bocagers" (A et B), conformément à mon hypothèse. Ces résultats concordent avec ceux de Brooks *et al.* (2012) qui montraient qu'au Royaume-Uni, sur une période de 15 ans, c'était dans les paysages bocagers que les populations de carabes étaient les plus stables. À l'inverse, l'activité-densité totale a diminué de façon significative au cours du temps dans les paysages les plus ouverts (réseau C). Les résultats suggèrent que les processus impliqués dépendent de la trajectoire du contexte paysager dans lequel se trouvent les bordures, de l'échelle à laquelle on décrit cette trajectoire, et, dans une moindre mesure, de la gestion dont elles font l'objet.

#### Influence du paysage à une échelle large (500 m)

L'évolution du contexte paysager à une échelle large a eu une influence différente sur l'activité-densité des espèces de carabes selon leur taille. Dans les paysages les plus ouverts, la diminution de l'activité-densité des espèces moyennes et très petites est expliquée de façon significative par la diminution des surfaces de prairies et de maïs, et de la diversité du paysage au profit des céréales d'hiver et par l'augmentation du grain paysager<sup>2</sup>. Dans les paysages "bocagers" du réseau A, l'activité-densité des très petites espèces était également plus forte lorsqu'il y avait des prairies dans le paysage à une échelle large autour des bordures. D'une part, le processus de "complémentation paysagère" (Dunning *et al.*, 1992), selon lequel les espèces bénéficient de la présence dans le paysage d'une diversité d'habitats offrant chacun une ressource différente, peut expliquer ce résultat. La moindre diversité du

---

2. Grain paysager : taille de la plus petite unité homogène du paysage

paysage dans le réseau C pourrait avoir entraîné une diminution de l'activité-densité des carabes au niveau des bordures. D'autre part, cela pourrait être lié à la diminution des surfaces de prairies. En effet, Purtauf *et al.* (2005a) ont montré que la proportion de prairies dans le paysage avait un effet positif sur la richesse spécifique et l'activité-densité des assemblages d'espèces de carabes.

Le lien négatif entre la proportion de prairies et d'espaces boisés à une échelle large autour des bordures et l'activité-densité des grands carabes qu'elles hébergent dans le réseau B est contradictoire avec l'affinité de ces espèces pour les milieux forestiers ou relativement stables montrée dans d'autres études (Aviron *et al.*, 2005; Cole *et al.*, 2002). De plus, ce résultat ne permet pas d'expliquer l'augmentation significative de l'activité-densité des grandes espèces dans le réseau B. Néanmoins, l'activité-densité des grandes espèces était en grande partie due à deux espèces, *Abax parallelepipedus* et *Carabus violaceus purpurascens*. Ces dernières sont favorisées par la plantation d'espaces boisés (Eyre *et al.*, 2016b) et par l'absence de gestion des bordures de parcelles (Eyre *et al.*, 2016a). La diminution de la fréquence de l'émondage des haies bocagères, observée par Lotfi *et al.* (2010) dans la zone d'étude et que je n'ai pas pu vérifier, pourrait ainsi avoir fait augmenter leurs effectifs. Par ailleurs, l'absence de lien entre l'activité-densité de ces espèces et les variables explicatives peut être due : i) à des erreurs de cartographie des espaces boisés lors de la numérisation de l'occupation du sol, ii) à la mauvaise prise en compte des haies arbustives et arborées dans les analyses ou iii) au choix du rayon des zones circulaires au niveau desquelles j'ai décrit le paysage.

### **Influence de l'environnement immédiat des bordures (50 m)**

Seules les très petites et petites espèces semblent sensibles à l'environnement immédiat des bordures. Ce dernier ayant peu évolué au cours du temps, la diminution de l'activité-densité des très petites espèces est probablement davantage liée à leur réponse à l'évolution du paysage à large échelle. Au contraire, la stabilité de l'activité des petites espèces peut être liée au fait que le contexte paysager local, seul paramètre ayant de l'influence sur ces espèces dans mes résultats, a peu évolué.

Par ailleurs, ce résultat va en revanche à l'encontre de résultats précédents montrant que les petites espèces, généralement plus mobiles, sont influencées par le paysage à des échelles plus larges que les espèces plus grandes et moins mobiles (Keitt *et al.*, 1997, in Aviron *et al.*, 2005).

### **Influence de la gestion des bordures**

La gestion des bordures de parcelles a seulement influencé l'activité-densité des espèces moyennes et grandes et ce uniquement dans les paysages les plus ouverts (réseau C).

L'activité-densité des espèces de taille moyenne était impactée négativement dans le réseau C par l'utilisation d'herbicide au niveau des bordures. La fréquence des traitements n'a pas augmenté mais les modifications répétées de la structure de la végétation qu'ils causent ont peut-être été défavorables aux espèces de taille moyenne. Cela pourrait en partie expliquer la diminution de l'activité-densité de ces espèces dans le réseau C. Cependant, ce résultat est difficile à interpréter car les résultats des précédentes études de l'effet des pesticides sur les carabes sont assez contradictoires (Alignier et Aviron, *in press*; Flohre *et al.*, 2011; Frampton et Dorne, 2007; de Snoo, 1999).

L'activité-densité des espèces moyennes et grandes était favorisée dans le réseau C par le pâturage des bordures. D'autres études ont montré un effet positif du pâturage sur l'activité-densité (Batáry

*et al.*, 2008) et sur la richesse spécifique (Alignier et Aviron, [in press](#)) des assemblages de carabes. Dans le cadre de mon étude, il faut nuancer ce résultat. En effet, il est dû au fait que l'activité-densité était importante au niveau des rares bordures du réseau C ayant été pâturées durant la période d'étude.

Ces résultats sont en accord avec les travaux ayant montré la sensibilité des espèces de grande taille aux perturbations de leur habitat (Aviron *et al.*, 2005; Eyre *et al.*, 2013; Ribera *et al.*, 2001; Rusch *et al.*, 2013). De plus, ils concordent avec les résultats de Tschardt *et al.* (2005) selon lesquels la gestion locale des habitats a davantage d'influence sur les assemblages d'espèces dans les paysages les plus simples.

#### 4.1.4 Renouvellement des assemblages d'espèces au cours du temps

La composition spécifique des assemblages a divergé de plus en plus de ce qu'elle était en 2007 dans les réseaux B et C (augmentation de la diversité  $\beta$  temporelle), en accord avec l'hypothèse formulée. En parallèle de l'évolution de la part de chaque classe de taille dans l'activité-densité totale des carabes, le renouvellement des espèces (*turnover*) présentes au niveau des bordures par rapport au début de la période d'étude était important mais n'a pas augmenté au cours du temps.

Il y a un lien dans le réseau A entre les variables décrivant la trajectoire des bordures en termes de paysage et la diversité  $\beta$  temporelle. La mise en place, entre 2008 et 2011, de maïs à la place de prairies a limité la modification de la composition des assemblages d'espèces présents au niveau des bordures. De telles modifications de l'occupation du sol peuvent limiter le renouvellement des assemblages d'espèces en favorisant constamment les espèces les plus adaptées à ces perturbations (Attwood *et al.*, 2008). Mais, globalement, les variations de la diversité  $\beta$  temporelle sont peu liées aux variables explicatives calculées. Cela peut là encore s'expliquer par un choix de métriques inappropriées ou par une réponse différée de la composition des assemblages à des évolutions passées du contexte paysager et de sa gestion.

En outre, aucune tendance d'évolution de la composante de la diversité  $\beta$  temporelle liée au *turnover* n'a été observée. De même, aucune variable représentant la trajectoire temporelle des bordures de parcelles en termes de contexte paysager ou de pratiques de gestion n'est liée à cette composante. Des études ont montré que l'indice  $\beta_{SIM}$  avait tendance à surestimer la composante de la diversité  $\beta$  temporelle liée au *turnover* en raison de son mode de calcul (Carvalho *et al.*, 2012) (Annexe B). L'utilisation d'autres méthodes de calcul de la diversité  $\beta$  temporelle (Annexe B) apporterait peut-être des résultats complémentaires.

#### 4.1.5 Effets respectifs du paysage et des pratiques de gestion des bordures de parcelles sur les assemblages d'espèces de carabes

L'évolution du contexte paysager semble avoir plus d'effet que l'évolution des pratiques de gestion des bordures sur la dynamique pluriannuelle des assemblages d'espèces de carabes, en accord avec l'hypothèse formulée et avec les résultats de Maisonhaute *et al.* (2010). Ce résultat est toutefois à nuancer. D'une part, dans les paysages les plus ouverts (réseau C), on ne remarque aucun effet des métriques décrivant l'environnement immédiat des bordures sur les assemblages d'espèces. Cela peut être lié au grain paysager important dans ce type de paysage. D'autre part, dans les paysages plus "bocagers" (réseau A), les pratiques de gestion n'ont eu aucun effet sur les assemblages d'espèces.

Les carabes sont probablement sensibles à la physionomie des bordures de parcelles, qui dépend de la gestion dont elles font l'objet mais aussi de l'organisation des exploitations agricoles et des choix de rotation faits dans les parcelles adjacentes (Baudry *et al.*, 1998; Ernoult et Alard, 2011). De plus, l'effet des pratiques de gestion sur la physionomie des bordures d'une part, et sur les assemblages d'espèces qu'elles hébergent d'autre part, peut être différé dans le temps (Alignier et Aviron, [in press](#); Alignier et Baudry, 2015). Ainsi, l'influence des pratiques de gestion des bordures sur les assemblages d'espèces de carabes a pu être sous-estimée.

## 4.2 Questions méthodologiques et perspectives de recherche

### 4.2.1 Originalité et limites des méthodes utilisées

L'originalité de cette étude repose notamment sur l'important jeu de données à disposition, combinant le suivi sur le long terme et en plusieurs sites d'assemblages d'espèces, de pratiques de gestion des bordures de parcelles et de l'occupation du sol. Elle repose également sur la réalisation d'ATP. Pour étudier les différences entre réseaux et par souci de comparabilité des résultats, j'ai traité les données issues des trois réseaux dans les mêmes ATP. De la même manière, Oszwald *et al.* (2011) ont analysé des données paysagères issues de trois sites différents dans une seule ATP. Cependant, la réalisation d'ATP séparées pour chacun des réseaux pourrait apporter des résultats complémentaires. D'autres méthodes d'analyses de k tableaux pourraient être utilisées pour mieux caractériser la trajectoire de chaque bordure de parcelles (Annexe C) ou pour analyser de façon conjointe les variables environnementales et les variables biologiques (STATICO par exemple : Simier *et al.* (1999)). Par ailleurs, les variables explicatives issues de l'analyse de la gestion des bordures varient très peu car cette gestion est peu fréquente. Il convient donc de considérer les résultats concernant l'effet de la gestion sur les assemblages d'espèces avec précaution.

Lors de cette étude, je n'ai pris en compte que les variations pluriannuelles des pratiques de gestion. Or, les bordures ne sont pas toujours entretenues à la même date. Les relevés trimestriels réalisés dans le cadre de leur suivi à long terme permettraient d'étudier l'influence de ces variations intra annuelles.

L'utilisation de la procédure d'inférence multi-modèles a permis de considérer l'ensemble des hypothèses d'explication de l'effet des variables explicatives sur les assemblages d'espèces de carabes, en ne prenant pas uniquement en compte un "meilleur" modèle. Cela s'avère important lors de l'étude des processus écologiques au sein des assemblages de carabes (Dormann *et al.*, 2008). Pour évaluer l'effet respectif de chaque variable, j'ai comparé les paramètres associés à chaque variable préalablement centrée et réduite dans les modèles. Cette méthode est plus précise que celle qui consiste à comparer l'importance relative de chaque variable (Cade, 2015). Néanmoins, la plupart des modèles réalisés ont un pouvoir explicatif relativement faible (Table I.1).

### 4.2.2 Perspectives de recherche

Les résultats de mon étude et les limites inhérentes à la méthodologie employée soulèvent des questions pour de futures recherches. Tout d'abord, les différences en termes de linéaire de haies expliquent une part importante de l'hétérogénéité spatiale du paysage à 50 m. Il serait intéressant de disposer de la cartographie annuelle des haies pour i) affiner l'analyse de l'évolution du paysage et ii)



pouvoir étudier le lien entre l'évolution temporelle du réseau de haies et la dynamique pluriannuelle des assemblages de carabes.

Les variations climatiques peuvent avoir de l'influence sur les populations de carabes (Matalin, 1998). Ainsi, intégrer des variables climatiques dans les modèles pourrait les améliorer. En outre, aucune distinction n'a été faite dans les données entre les prairies temporaires et permanentes, cela permettrait i) de mieux caractériser l'évolution du paysage et ii) d'étudier plus en détail l'influence de la présence de prairies dans le paysage sur les assemblages de carabes des bordures.

Les différences en termes d'évolution du paysage, de pratiques de gestion des bordures et de processus écologiques sont très fortes dans la zone d'étude entre des réseaux pourtant proches géographiquement. De plus, dans le cadre de cette étude, les carabes ont été piégés au niveau de bordures de parcelles dans des paysages bocagers du nord-ouest de la France. Leurs assemblages d'espèces sont donc particuliers à ces habitats et à ce contexte. Il est donc difficile de généraliser les résultats à d'autres contextes. Cependant, il serait intéressant de tester les hypothèses formulées dans plusieurs régions. Cela permettrait de savoir si certaines tendances se vérifient dans des gradients paysagers similaires à celui présent dans la zone d'étude. Par exemple, Billeter *et al.* (2008); Hendrickx *et al.* (2007, 2009) et Schweiger *et al.* (2005) ont étudié ce genre de thématiques dans, respectivement, 24 et 25 paysages agricoles de 7 pays européens à la fois.

### 4.3 Implications pour la gestion des paysages agricoles

Les résultats suggèrent que l'effet de l'évolution du contexte paysager et de la gestion des bordures sur les assemblages d'espèces de carabes dépend à la fois du contexte paysager initial, de l'échelle à laquelle les changements se manifestent, des espèces mais aussi des variables décrivant les assemblages d'espèces considérés. Face à cette complexité, il est difficile d'émettre des conclusions en vue d'orienter la gestion des paysages agricoles.

Néanmoins, il apparaît que la stabilité des paysages au caractère le plus bocager semble garantir la stabilité des assemblages d'espèces de carabes présents au niveau des bordures. Les pratiques de gestion des bordures ne semblent pas avoir d'influence sur les assemblages d'espèces dans ces paysages complexes alors qu'elles en ont dans les paysages plus ouverts. Cela rejoint les conclusions de Tschardtke *et al.* (2005, 2012).

Les résultats suggèrent qu'il faudrait maintenir des habitats stables dans le paysage, tels que des prairies permanentes et d'autres éléments semi-naturels. Par ailleurs, bien que la culture du maïs puisse avoir un effet négatif sur la biodiversité agricole (Chiron *et al.*, 2013), dans les paysages dominés par les surfaces de céréales d'hiver, la présence de maïs fait augmenter la diversité du paysage. Cela peut favoriser certaines espèces.

Ainsi, il apparaît important de raisonner l'occupation du sol à une échelle large, comme d'autres études l'ont déjà montré (Aviron *et al.*, 2005; Trichard *et al.*, 2013; Tschardtke *et al.*, 2005). Néanmoins, dans la pratique, de nombreux agriculteurs différents peuvent exploiter les parcelles d'un même secteur. Leurs contraintes, liées notamment à la localisation de leur exploitation ou à la nature des sols,

rendent difficile la modification de leurs choix d'occupation du sol. La concertation entre agriculteurs pourrait remédier à cela en facilitant les échanges de parcelles ou les choix collectifs d'occupation du sol.

Les différents choix de gestion et de production des agriculteurs ont induit une augmentation de l'hétérogénéité spatiale du paysage au cours du temps. Elle a parfois provoqué une augmentation de l'hétérogénéité spatiale des assemblages d'espèces en termes de diversité  $\beta$ . Cependant, ces évolutions se sont accompagnées d'une baisse de la richesse spécifique. L'hétérogénéité du paysage n'apparaît donc pas comme un critère suffisant pour le maintien de la biodiversité agricole. De plus, une augmentation de la diversité  $\beta$  peut être le signe d'un échec en termes de conservation de la biodiversité (Rooney *et al.*, 2007). L'apparition locale de nouvelles espèces peut se faire au détriment d'espèces en voie de raréfaction à une échelle plus large tout en faisant augmenter la diversité  $\beta$ .

Pour émettre des préconisations générales de gestion des paysages, il est nécessaire d'étudier plusieurs taxons différents car les carabes seuls ne peuvent pas constituer des indicateurs de la biodiversité agricole (Billeter *et al.*, 2008). De plus, des facteurs ayant un effet négatif ou neutre sur les carabes peuvent être défavorables à d'autres taxons, mais aussi à d'autres facteurs de la stabilité des écosystèmes.

## 5. Conclusion

En conclusion, les résultats montrent que l'hétérogénéité spatiale du paysage a augmenté. Les surfaces de prairies ont continué à diminuer dans les secteurs où il en restait peu initialement. Désormais, il faut prendre en compte la présence de maïs et son influence sur la diversité du paysage et sur le grain paysager pour décrire l'hétérogénéité du paysage. Ces évolutions sur le long terme étaient plus perceptibles à une échelle large qu'à une échelle locale. En parallèle, la gestion des bordures est restée stable. Elle semble étroitement liée aux activités agricoles au sein des parcelles adjacentes.

Dans ce contexte, les assemblages d'espèces de carabes ont évolué au cours du temps. La richesse spécifique et l'activité-densité ont diminué dans les paysages qui se sont modifiés. En outre, là où l'hétérogénéité du paysage a augmenté, les assemblages d'espèces se sont également différenciés. Cette différenciation s'observe spatialement, i.e. entre les différentes bordures étudiées, mais aussi au cours du temps par un renouvellement des assemblages d'espèces (*turnover* important).

Néanmoins, la dynamique pluriannuelle des assemblages d'espèces en réponse à l'évolution du contexte paysager et de la gestion des bordures apparaît complexe. Les facteurs ayant de l'influence sur les assemblages ne sont pas les mêmes selon la taille des espèces considérées et selon le contexte paysager de la zone dans laquelle ils s'exercent. Les espèces les plus petites étaient sensibles à l'environnement local des bordures de parcelles dans les paysages les plus bocagers. Au contraire, les espèces les plus grandes étaient affectées par la gestion des bordures dans les paysages les plus ouverts. De plus, la gestion des bordures constitue bel et bien un filtre environnemental car elle semble avoir de l'influence sur la composition spécifique des assemblages.

Le maintien de prairies et d'une diversité d'habitats dans le paysage semble nécessaire au maintien de certaines espèces. Si les résultats comportent beaucoup de limites et concernent un taxon particulier dans des contextes paysagers particuliers, ils soulignent néanmoins l'intérêt du suivi à long terme dans la compréhension de la dynamique des espèces en milieu agricole. Ce n'est qu'en perpétuant ce type de suivi et en réalisant de nouvelles études que ces processus complexes pourront être mieux compris. Des leviers d'action pour conserver la biodiversité en milieu agricole pourront alors être identifiés.

# Bibliographie

- ALIGNIER, A. et AVIRON, S. (in press). Time-lagged response of carabid species richness and composition to past management practices and landscape context of semi-natural field margins. *Journal of Environmental Management*.
- ALIGNIER, A. et BAUDRY, J. (2015). Changes in management practices over time explain most variation in vegetation of field margins in Brittany, France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 211:164–172.
- ALIGNIER, A. et BAUDRY, J. (2016). Is plant temporal beta diversity of field margins related to changes in management practices? *Acta Oecologica*, 75:1–7.
- ANDERSEN, A. et ELTUN, R. (2000). Long-term developments in the carabid and staphylinid (Col., Carabidae and Staphylinidae) fauna during conversion from conventional to biological farming. *Journal of Applied Entomology*, 124(1):51–56.
- ATTWOOD, S. J., MARON, M., HOUSE, A. P. N. et ZAMMIT, C. (2008). Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography*, 17(5):585–599.
- AUGENSTEIN, B., ULRICH, W. et HABEL, J. C. (2012). Directional temporal shifts in community structure of butterflies and ground beetles in fragmented oligotrophic grasslands of Central Europe. *Basic and Applied Ecology*, 13(8):715–724.
- AVIRON, S., BUREL, F., BAUDRY, J. et SCHERMANN, N. (2005). Carabid assemblages in agricultural landscapes : impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108(3):205–217.
- BARBAULT, R. (1992). *Écologie des peuplements : Structure, dynamique et évolution*. Masson.
- BARTOŃ, K. (2013). Mumin : Multi-model inference. r package version 1.9. 13. *The Comprehensive R Archive Network (CRAN), Vienna, Austria*.
- BASELGA, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1):134–143.
- BASELGA, A. (2013a). Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. *Ecography*, 36(2):124–128.
- BASELGA, A. (2013b). Separating the two components of abundance-based dissimilarity : balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(6):552–557.
- BASELGA, A. et LEPRIEUR, F. (2015). Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9):1069–1079.
- BASELGA, A., ORME, D., VILLEGGER, S. et LEPRIEUR, J. D. B. a. F. (2017). betapart : Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components.
- BATÁRY, P., KOVÁCS, A. et BÁLDI, A. (2008). Management effects on carabid beetles and spiders in Central Hungarian grasslands and cereal fields. *Community Ecology*, 9(2):247–254.
- BATES, D., MAECHLER, M., BOLKER, B., WALKER, S. *et al.* (2014). lme4 : Linear mixed-effects models using eigen and s4. *R package version*, 1(7):1–23.

- BAUDRY, J., BUNCE, R. G. H. et BUREL, F. (2000). Hedgerows : An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management*, 60(1):7–22.
- BAUDRY, J., JOUIN, A. et THENAIL, C. (1998). La diversité des bordures de champ dans les exploitations agricoles de pays de bocage. *Études et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*, pages 117–134.
- BENTON, T. G., VICKERY, J. A. et WILSON, J. D. (2003). Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4):182–188.
- BERTRAND, C., BUREL, F. et BAUDRY, J. (2015). Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 31(2):451–466.
- BERTRAND, F. et MAUMY, M. (2014). Using Partial Triadic Analysis for Depicting the Temporal Evolution of Spatial Structures : Assessing Phytoplankton Structure and Succession in a Water Reservoir. *Case Studies In Business, Industry And Government Statistics*, 4(1):23–43.
- BILLETTER, R., LIIRA, J., BAILEY, D., BUGTER, R., ARENS, P., AUGENSTEIN, I., AVIRON, S., BAUDRY, J., BUKACEK, R., BUREL, F. et al. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes : a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45(1):141–150.
- BLAKE, S., FOSTER, G., EYRE, M. et LUFF, M. (1994). Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia*, 38(6):502–512.
- BLANC, L. (2000). *Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux : examen d'une relation*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon.
- BLANC, L., CHESSEL, D. et DOLÉDEC, S. (1998). Etude de la stabilité temporelle des structures spatiales par analyses d'une série de tableaux de relevés faunistiques totalement appariés. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 1(348):1–21.
- BROOKS, D. R., BATER, J. E., CLARK, S. J., MONTEITH, D. T., ANDREWS, C., CORBETT, S. J., BEAUMONT, D. A. et CHAPMAN, J. W. (2012). Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 49(5):1009–1019.
- BUREL, F. (1989). Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology*, 2(4):215–226.
- BUREL, F. (1996). Hedgerows and Their Role in Agricultural Landscapes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 15(2):169–190.
- BUREL, F., BAUDRY, J., BUTET, A., CLERGEAU, P., DELETTRE, Y., LE COEUR, D., DUBS, F., MORVAN, N., PAILLAT, G., PETIT, S., THENAIL, C., BRUNEL, E. et LEFEUVRE, J.-C. (1998). Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 19(1):47–60.
- BUREL, F., GARNIER, E., BERNARD, A., AULAGNIER, S., BUTET, A., CHAUVEL, B., CARRÉ, G., CORTET, J., COUVET, D., JOLY, P. et al. (2008). Chapitre 1. les effets de l'agriculture sur la biodiversité. *Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies, Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA (France)*.
- BURNHAM, K. P. et ANDERSON, D. R. (2004). Multimodel Inference : Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2):261–304.
- CADE, B. S. (2015). Model averaging and muddled multimodel inferences. *Ecology*, 96(9):2370–2382.
- CARDINALE, B. J., DUFFY, J. E., GONZALEZ, A., HOOPER, D. U., PERRINGS, C., VENAIL, P., NARWANI, A., MACE, G. M., TILMAN, D., WARDLE, D. A., KINZIG, A. P., DAILY, G. C., LOREAU, M., GRACE, J. B., LARIGAUDERIE, A., SRIVASTAVA, D. S. et NAEEM, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401):59–67.
- CARVALHO, J. C., CARDOSO, P. et GOMES, P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21(7):760–771.

- CHIRON, F., PRINCÉ, K., PARACCHINI, M. L., BULGHERONI, C. et JIGUET, F. (2013). Forecasting the potential impacts of CAP-associated land use changes on farmland birds at the national level. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 176:17–23.
- CLOUGH, Y., HOLZSCHUH, A., GABRIEL, D., PURTAUF, T., KLEIJN, D., KRUESS, A., STEFFAN-DEWENTER, I. et TSCHARNTKE, T. (2007). Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. *Journal of Applied Ecology*, 44(4):804–812.
- COLE, L. J., MCCRACKEN, D. I., DENNIS, P., DOWNIE, I. S., GRIFFIN, A. L., FOSTER, G. N., MURPHY, K. J. et WATERHOUSE, T. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (coleoptera : Carabidae) on scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93(1):323–336.
- de SNOO, G. R. (1999). Unsprayed field margins : effects on environment, biodiversity and agricultural practice. *Landscape and Urban Planning*, 46(1):151–160.
- DECKERS, B., HERMY, M. et MUYS, B. (2004). Factors affecting plant species composition of hedgerows : relative importance and hierarchy. *Acta Oecologica*, 26(1):23–37.
- den BOER, P. J. et VAN DIJK, T. S. (1994). *Carabid beetles in a changing environment*. Wageningen Agricultural University.
- DESENDER, K., DEKONINCK, W., DUFRÊNE, M. et MAES, D. (2010). Changes in the distribution of carabid beetles in Belgium revisited : Have we halted the diversity loss? *Biological Conservation*, 143(6):1549–1557.
- DESENDER, K. et TURIN, H. (1989). Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four West European countries since 1950 (Coleoptera : Carabidae, cicindelidae). *Biological Conservation*, 48(4):277–294.
- DEVICTOR, V. et JIGUET, F. (2007). Community richness and stability in agricultural landscapes : The importance of surrounding habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120(2):179–184.
- DIAZ, S. et CABIDO, M. (2001). Vive la difference : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11):646–655.
- DORMANN, C. F., SCHWEIGER, O., ARENS, P., AUGENSTEIN, I., AVIRON, S., BAILEY, D., BAUDRY, J., BILLETER, R., BUGTER, R., BUKÁČEK, R., BUREL, F. *et al.* (2008). Prediction uncertainty of environmental change effects on temperate European biodiversity. *Ecology Letters*, 11(3):235–244.
- DORNELAS, M., GOTELLI, N. J., MCGILL, B., SHIMADZU, H., MOYES, F., SIEVERS, C. et MAGURRAN, A. E. (2014). Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science*, 344(6181):296–299.
- DORNELAS, M., MAGURRAN, A. E., BUCKLAND, S. T., CHAO, A., CHAZDON, Robin, L., COLWELL, R. K., CURTIS, T., GASTION, K. J., GOTELLI, N. J., KOSNIK, M. A. *et al.* (2013). Quantifying temporal change in biodiversity : challenges and opportunities. In *Proc. R. Soc. B*, volume 280, page 20121931. The Royal Society.
- DUELLI, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes : An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62(2):81–91.
- DUFLOT, R., AVIRON, S., ERNOULT, A., FAHRIG, L. et BUREL, F. (2015). Reconsidering the role of 'semi-natural habitat' in agricultural landscape biodiversity : a case study. *Ecological research*, 30(1):75–83.
- DUFLOT, R., ERNOULT, A., AVIRON, S., FAHRIG, L. et BUREL, F. (2017). Relative effects of landscape composition and configuration on multi-habitat gamma diversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 241:62–69.
- DUNN, P. K. et SMYTH, G. K. (1996). Randomized Quantile Residuals. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5(3):236–244.
- DUNNING, J. B., DANIELSON, B. J. et PULLIAM, H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, 65(1):169–175.

- ELEK, Z., DAUFFY-RICHARD, E. et GOSSELIN, F. (2010). Carabid species responses to hybrid poplar plantations in floodplains in France. *Forest Ecology and Management*, 260(9):1446–1455.
- ELMQVIST, T., FOLKE, C., NYSTRÖM, M., PETERSON, G., BENGTSSON, J., WALKER, B. et NORBERG, J. (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9):488–494.
- ERNOULT, A. et ALARD, D. (2011). Species richness of hedgerow habitats in changing agricultural landscapes : are  $\alpha$  and  $\gamma$  diversity shaped by the same factors ? *Landscape Ecology*, 26(5):683–696.
- ERNOULT, A., FREIRÉ-DIAZ, S., LANGLOIS, E. et ALARD, D. (2006). Are similar landscapes the result of similar histories ? *Landscape Ecology*, 21(5):631–639.
- ESCOUFIER, Y. (1973). Le Traitement des Variables Vectorielles. *Biometrics*, 29(4):751–760.
- ESCOUFIER, Y. (1987). The Duality Diagram : A Means for Better Practical Applications. In *Developments in Numerical Ecology*, NATO ASI Series, pages 139–156. Springer, Berlin, Heidelberg. DOI : 10.1007/978-3-642-70880-0\_3.
- ESSL, F., DULLINGER, S., RABITSCH, W., HULME, P. E., PYŠEK, P., WILSON, J. R. U. et RICHARDSON, D. M. (2015). Historical legacies accumulate to shape future biodiversity in an era of rapid global change. *Diversity and Distributions*, 21(5):534–547.
- EYRE, M. D., LUFF, M. L. et LEIFERT, C. (2013). Crop, field boundary, productivity and disturbance influences on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 165:60–67.
- EYRE, M. D., McMILLAN, S. D. et CRITCHLEY, C. N. R. (2016a). Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of change and pattern in the agroecosystem : Longer surveys improve understanding. *Ecological Indicators*, 68:82–88.
- EYRE, M. D., SANDERSON, R. A., McMILLAN, S. D. et CRITCHLEY, C. N. R. (2016b). Crop cover the principal influence on non-crop ground beetle (Coleoptera, Carabidae) activity and assemblages at the farm scale in a long-term assessment. *Bulletin of Entomological Research*, 106(2):242–248.
- FAHRIG, L., BAUDRY, J., BROTONS, L., BUREL, F. G., CRIST, T. O., FULLER, R. J., SIRAMI, C., SIRIWARDENA, G. M. et MARTIN, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2):101–112.
- FAHRIG, L. et NUTTLE, W. K. (2005). Population ecology in spatially heterogeneous environments. In *Ecosystem function in heterogeneous landscapes*, pages 95–118. Springer.
- FLOHRE, A., FISCHER, C., AAVIK, T., BENGTSSON, J., BERENDSE, F., BOMMARCO, R., CERYNGIER, P., CLEMENT, L. W., DENNIS, C., EGGERS, S. *et al.* (2011). Agricultural intensification and biodiversity partitioning in european landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological Applications*, 21(5):1772–1781.
- FOLEY, J. A., DEFRIES, R., ASNER, G. P., BARFORD, C., BONAN, G. *et al.* (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, 309(5734):570–574.
- FORMAN, R. T. T. et BAUDRY, J. (1984). Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environmental Management*, 8(6):495–510.
- FOURNIER, E. et LOREAU, M. (1999). Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. *Ecography*, 22(1):87–97.
- FRAMPTON, G. K. et DORNE, J. L. C. M. (2007). The effects on terrestrial invertebrates of reducing pesticide inputs in arable crop edges : a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 44(2):362–373.
- FRONTIER, S., PICHOD-VIALE, D., LEPRÊTRE, A., DAVOULT, D. et LUCZAK, C. (2008). *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*. Dunod, 4ième édition, Paris.
- GÁMEZ-VIRUÉS, S., PEROVIĆ, D. J., GOSSNER, M. M., BÖRSCHIG, C., BLÜTHGEN, N., DE JONG, H., SIMONS, N. K., KLEIN, A.-M., KRAUSS, J., MAIER, G. *et al.* (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, 6.

- GARDINER, M., LANDIS, D., GRATTON, C., SCHMIDT, N., O'NEAL, M., MUELLER, E., CHACON, J. et HEIMPEL, G. (2010). Landscape composition influences the activity density of carabidae and arachnida in soybean fields. *Biological control*, 55(1):11–19.
- GRIFFITHS, G. J. K., HOLLAND, J. M., BAILEY, A. et THOMAS, M. B. (2008). Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biological Control*, 45(2):200–209.
- HARTIG, F. (2016). Dharma : residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. r package version 0.1. 0.
- HASSALL, M., HAWTHORNE, A., MAUDSLEY, M., WHITE, P. et CARDWELL, C. (1992). Effects of headland management on invertebrate communities in cereal fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 40(1-4):155–178.
- HENDRICKX, F., MAELFAIT, J.-P., DESENDER, K., AVIRON, S., BAILEY, D., DIEKÖTTER, T. *et al.* (2009). Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5):607–616.
- HENDRICKX, F., MAELFAIT, J.-P., VAN WINGERDEN, W., SCHWEIGER, O., SPEELMANS, M., AVIRON, S., AUGENSTEIN, I., BILLETER, R. *et al.* (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44(2):340–351.
- HEYBORNE, W., MILLER, J. et PARSONS, G. (2003). Ground dwelling beetles and forest vegetation change over a 17-year-period, in western oregon, usa. *Forest, ecology and management*, 179(1):123–134.
- HUTCHINSON, M. K. et HOLTMAN, M. C. (2005). Analysis of count data using poisson regression. *Research in Nursing & Health*, 28(5):408–418.
- KAMENOVA, S. (2013). *Réseaux d'interactions, biodiversité et services éco-systémiques en milieu agricole : que nous apprennent les coléoptères carabiques ?* Thèse de doctorat, Poitiers.
- KEITT, T., URBAN, D. et MILNE, B. (1997). Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes. *Conservation Ecology*, 1(1).
- KINDLMANN, P. et BUREL, F. (2008). Connectivity measures : a review. *Landscape Ecology*, 23(8):879–890.
- KOLEFF, P. et GASTON, K. J. (2002). The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 11(5):363–375.
- KOTZE, D. J., ASSMANN, T., NOORDIJK, J., TURIN, H. et VERMEULEN, R. (2011). *Carabid Beetles as Bioindicators : Biogeographical, Ecological and Environmental Studies : Proceedings of the XIV European Carabidologists Meeting, Westerbork, 14-18 September, 2009*. PenSoft Publishers LTD.
- KOTZE, D. J. et O'HARA, R. B. (2003). Species decline-but why? explanations of carabid beetle (coleoptera, carabidae) declines in europe. *Oecological*, 135(1):138–148.
- KROMP, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture : a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1):187–228.
- KROONENBERG, P. M. (1983). *Three-mode Principal Component Analysis : Theory and Applications*. DSWO Press. Google-Books-ID : shRIB93\_nrAC.
- LABRUYERE, S., RICCI, B., LUBAC, A. et PETIT, S. (2016). Crop type, crop management and grass margins affect the abundance and the nutritional state of seed-eating carabid species in arable landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 231:183–192.
- LAWTON, J. H. et BROWN, V. K. (1994). Redundancy in Ecosystems. In SCHULZE, P. D. E.-D. et MOONEY, P. D. H. A., éditeurs : *Biodiversity and Ecosystem Function*, numéro 99 de Praktische Zahnmedizin Odonto-Stomatologie Pratique Practical Dental Medicine, pages 255–270. Springer Berlin Heidelberg. DOI : 10.1007/978-3-642-58001-7\_12.
- LE CŒUR, D., BAUDRY, J., BUREL, F. et THENAIL, C. (2002). Why and how should we study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1):23–40.



- LEE, Y. et NELDER, J. A. (2000). Two ways of modelling overdispersion in non-normal data. *Journal of the Royal Statistical Society : Series C (Applied Statistics)*, 49(4):591–598.
- LENNON, J. J., KOLEFF, P., GREENWOOD, J. J. D. et GASTON, K. J. (2001). The geographical structure of British bird distributions : diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70(6):966–979.
- LOTFI, A., JAVELLE, A., BAUDRY, J. et BUREL, F. (2010). Interdisciplinary Analysis of Hedgerow Network Landscapes' Sustainability. *Landscape Research*, 35(4):415–426.
- MAGURRAN, A. E., BAILLIE, S. R., BUCKLAND, S. T., DICK, J. M., ELSTON, D. A., SCOTT, E. M., SMITH, R. I., SOMERFIELD, P. J. et WATT, A. D. (2010). Long-term datasets in biodiversity research and monitoring : assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(10):574–582.
- MAGURRAN, A. E., DORNELAS, M., MOYES, F., GOTELLI, N. J. et MCGILL, B. (2015). Rapid biotic homogenization of marine fish assemblages. *Nature communications*, 6:8405.
- MAISONHAUTE, J.-I., PERES-NETO, P. et LUCAS, r. (2010). Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139(4):500–507.
- MARSHALL, E. et MOONEN, A. (2002). Field margins in northern europe : their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1):5–21.
- MATALIN, A. (1998). Influence of weather conditions on migratory activity of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the steppe zone. *Biology bulletin - Russian Academy of Science c/c of Izvestiia Rossiiskoi Akademii Nauk Serii Biologicheskaja*, 25:485–494.
- MAUDSLEY, M. J. (2000). A review of the ecology and conservation of hedgerow invertebrates in Britain. *Journal of Environmental Management*, 60(1):65–76.
- MCCANN, K. S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature*, 405(6783):228.
- MCKINNEY, M. L. et LOCKWOOD, J. L. (1999). Biotic homogenization : a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11):450–453.
- Millán de la PEÑA, N., BUTET, A., DELETTRE, Y., MORANT, P. et BUREL, F. (2003). Landscape context and carabid beetles (coleoptera : Carabidae) communities of hedgerows in western france. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 94(1):59–72.
- O'HARA, R. B. et KOTZE, D. J. (2010). Do not long-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2):118–122.
- O'NEILL, R. V., KRUMMEL, J. R., GARDNER, R. H., SUGIHARA, G., JACKSON, B., DEANGELIS, D. L., MILNE, B. T., TURNER, M. G., ZYGMUNT, B., CHRISTENSEN, S. W., DALE, V. H. et GRAHAM, R. L. (1988). Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1(3):153–162.
- OSZWALD, J., GOND, V., DOLÉDEC, S. et LAVELLE, P. (2011). Identification d'indicateurs de changement d'occupation du sol pour le suivi des mosaïques paysagères. *Bois et forêts des tropiques*, 307(1):7–21.
- PARADIS, E., CLAUDE, J. et STRIMMER, K. (2004). APE : analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2):289–290.
- PEETERS, A. (2009). Importance, evolution, environmental impact and future challenges of grasslands and grassland-based systems in Europe. *Grassland Science*, 55(3):113–125.
- PETIT, S. et BUREL, F. (1998). Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 69(3):243–252.
- PIMENTEL, D., STACHOW, U., TAKACS, D. A., BRUBAKER, H. W., DUMAS, A. R., MEANEY, J. J., O'NEIL, J. A. S., ONSI, D. E. et CORZILIUS, D. B. (1992). Conserving Biological Diversity in Agricultural/Forestry Systems. *BioScience*, 42(5):354–362.

- PODANI, J. et SCHMERA, D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos*, 120(11):1625–1638.
- POINTEREAU, P. (2002). Les haies : évolution du linéaire en France depuis quarante ans. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, 46(46):69–73.
- POWER, A. G. (2010). Ecosystem services and agriculture : tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 365(1554):2959–2971.
- PURTAUF, T., DAUBER, J. et WOLTERS, V. (2004). Carabid communities in the spatio-temporal mosaic of a rural landscape. *Landscape and Urban Planning*, 67(1):185–193.
- PURTAUF, T., ROSCHEWITZ, I., DAUBER, J., THIES, C., TSCHARNTKE, T. et WOLTERS, V. (2005a). Landscape context of organic and conventional farms : Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108(2):165–174.
- PURTAUF, T., THIES, C., EKSCHMITT, K., WOLTERS, V. et DAUBER, J. (2005b). Scaling properties of multivariate landscape structure. *Ecological Indicators*, 5(4):295–304.
- PURVIS, G. et FADL, A. (2002). The influence of cropping rotations and soil cultivation practice on the population ecology of carabids (Coleoptera : Carabidae) in arable land. *Pedobiologia*, 46(5):452–474.
- R CORE TEAM (2017). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RIBERA, I., DOLÉDEC, S., DOWNIE, I. S. et FOSTER, G. N. (2001). Effect of Land Disturbance and Stress on Species Traits of Ground Beetle Assemblages. *Ecology*, 82(4):1112–1129.
- RIBERA, I., FOSTER, G. N., DOWNIE, I. S., MCCracken, D. I. et ABERNETHY, V. J. (1999). A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici*, 36(1):21–37.
- RICKETTS, T. H. (2001). The Matrix Matters : Effective Isolation in Fragmented Landscapes. *The American Naturalist*, 158(1):87–99.
- ROBINSON, R. A. et SUTHERLAND, W. J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39(1):157–176.
- ROGER, J., JAMBON, O. et BOUGER, G. (2010). *Clé de détermination des carabidés : Paysages agricoles du nord-ouest de la France*. Laboratoires INRA-SAD-Paysage et CNRS Ecobio, Rennes, France, 6 édition.
- ROONEY, T. P., OLDEN, J. D., LEACH, M. K. et ROGERS, D. A. (2007). Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation*, 134(3):447–450.
- ROSSI, J.-P., NARDIN, M., GODEFROID, M., RUIZ-DIAZ, M., SERGENT, A.-S., MARTINEZ-MEIER, A., PAQUES, L. et ROZENBERG, P. (2014). Dissecting the Space-Time Structure of Tree-Ring Datasets Using the Partial Triadic Analysis. *PLoS ONE*, 9(9).
- RUSCH, A., BOMMARCO, R., CHIVERTON, P., ÖBERG, S., WALLIN, H., WIKTELIUS, S. et EKBOM, B. (2013). Response of ground beetle (coleoptera, carabidae) communities to changes in agricultural policies in sweden over two decades. *Agriculture, ecosystems & environment*, 176:63–69.
- SCHWEIGER, O., MAELFAIT, J. P., VAN WINGERDEN, W., HENDRICKX, F., BILLETER, R., SPEELMANS, M., AUGENSTEIN, I., AUKEMA, B., AVIRON, S. et al. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, 42(6):1129–1139.
- SIMIER, M., BLANC, L., PELLEGRIN, F. et NANDRIS, D. (1999). Approche simultanée de K couples de tableaux : Application À l'étude des relations pathologie végétale - environnement. *Revue de statistique appliquée*, 47(1):31–46.
- SØRENSEN, T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.*, 5:1–34.

- STALEY, J. T., BULLOCK, J. M., BALDOCK, K. C. R., REDHEAD, J. W., HOOFTMAN, D. A. P., BUTTON, N. et PYWELL, R. F. (2013). Changes in hedgerow floral diversity over 70 years in an English rural landscape, and the impacts of management. *Biological Conservation*, 167:97–105.
- STOATE, C., BÁLDI, A., BEJA, P., BOATMAN, N., HERZON, I., VAN DOORN, A., DE SNOO, G., RAKOSY, L. et RAMWELL, C. (2009). Ecological impacts of early 21st century agricultural change in europe—a review. *Journal of environmental management*, 91(1):22–46.
- SWIFT, M. J., IZAC, A.-M. et van NOORDWIJK, M. (2004). Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes - are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 104(1):113–134.
- SYMONDS, M. R. et MOUSSALLI, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using akaike’s information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1):13–21.
- THIOULOUSE, J. et CHESSEL, D. (1987). Les analyses multitableaux en ecologie factorielle. I : de la typologie d’etat a la typologie de fonctionnement par l’analyse triadique. *Acta Oecologica Oecologia Generalis*, 8:463–480.
- THIOULOUSE, J., CHESSEL, D., DOLÉDEC, S. et OLIVIER, J.-M. (1997). ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7(1):75–83.
- THOMAS, C., PARKINSON, L., GRIFFITHS, G., GARCIA, A. F. et MARSHALL, E. (2001). Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *Journal of Applied Ecology*, 38(1):100–116.
- THOMAS, C. G., HOLLAND, J. M. et BROWN, N. J. (2002). The spatial distribution of carabid beetles in agricultural landscapes. *The agroecology of carabid beetles*, pages 305–344.
- TRICHARD, A., ALIGNIER, A., BIJU-DUVAL, L. et PETIT, S. (2013). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and Applied Ecology*, 14(3):235–245.
- TSCHARNTKE, T., KLEIN, A. M., KRUESS, A., STEFFAN-DEWENTER, I. et THIES, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology letters*, 8(8):857–874.
- TSCHARNTKE, T., TYLIANAKIS, J. M., RAND, T. A., DIDHAM, R. K., FAHRIG, L., BATÁRY, P. *et al.* (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3):661–685.
- TUOMISTO, H. (2010). A diversity of beta diversities : straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33(1):23–45.
- TURIN, H. et den BOER, P. J. (1988). Changes in the distribution of carabid beetles in The Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). *Biological Conservation*, 44(3):179–200.
- VASSEUR, C., JOANNON, A., AVIRON, S., BUREL, F., MEYNARD, J.-M. et BAUDRY, J. (2013). The cropping systems mosaic : How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166:3–14.
- WHITTAKER, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3):279–338.
- WIENS, J. A. (2009). Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation. *Landscape Ecology*, 24(8):1053–1065.
- WILLIAMS, P. H. (1996). Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263(1370):579–588.
- WINQVIST, C., BENGTTSSON, J., ÖCKINGER, E., AAVIK, T., BERENDSE, F., CLEMENT, L. W., FISCHER, C., FLOHRE, A., GEIGER, F., LIIRA, J. *et al.* (2014). Species’ traits influence ground beetle responses to farm and landscape level agricultural intensification in europe. *Journal of insect conservation*, 18(5):837–846.
- ZANTEN, B. T. v., VERBURG, P. H., ESPINOSA, M., Gomez-y PALOMA, S., GALIMBERTI, G., KANTELHARDT, J. *et al.* (2014). European agricultural landscapes, common agricultural policy and ecosystem services : a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(2):309–325.

# Liste des contacts

Audrey ALIGNIER :

Maître de stage, chargée de recherches en écologie ; INRA - UMR BAGAP, Rennes ; [audrey.alignier@inra.fr](mailto:audrey.alignier@inra.fr)

Stéphanie AVIRON :

Maître de stage, chargée de recherches en écologie ; INRA - UMR BAGAP, Rennes ; [stephanie.aviron@inra.fr](mailto:stephanie.aviron@inra.fr)

Jacques BAUDRY :

Maître de stage, directeur de recherches en écologie du paysage, INRA - UMR BAGAP, Rennes ; [jacques.baudry@inra.fr](mailto:jacques.baudry@inra.fr)

Jean-Luc ROGER :

Assistant-ingénieur, spécialiste des carabes ayant assuré le piégeage et la détermination des espèces de carabes de la zone d'étude ; INRA - UMR BAGAP, Rennes ; [jean-luc.roger@inra.fr](mailto:jean-luc.roger@inra.fr)

ZONE ATELIER ARMORIQUE :

Dispositif de recherche pluridisciplinaire organisant le suivi écologique à long terme sur la zone d'étude ; OSUR, Université Rennes 1 ; [Formulaire de contact](#)

Paul SAVARY :

Stagiaire, élève ingénieur en gestion des milieux naturels à AgroParisTech ; [savarypaul660@gmail.com](mailto:savarypaul660@gmail.com)

# Table des annexes

<b>Annexe A</b> : Les coléoptères carabiques .....	61
<b>Annexe B</b> : La diversité $\beta$ .....	63
<b>Annexe C</b> : Présentation détaillée de l'analyse triadique partielle (ATP) .....	69
<b>Annexe D</b> : Corrélations entre métriques paysagères et entre variables décrivant les pratiques de gestion .....	73
<b>Annexe E</b> : Corrélations entre les variables synthétiques obtenues par ATP et les variables décrivant le contexte paysager ou les pratiques de gestion dans chaque réseau .....	76
<b>Annexe F</b> : Résultats des analyses triadiques partielles (ATP) - Compléments .....	78
<b>Annexe G</b> : Évolution de l'intensité de gestion des bordures échantillonnées .....	83
<b>Annexe H</b> : Évolution au cours du temps des variables décrivant les assemblages d'espèces - Compléments .....	84
<b>Annexe I</b> : Effets des variables synthétiques issues des ATP sur les variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes- Compléments .....	87

## A. Les coléoptères carabiques

Les espèces étudiées dans le cadre de cette étude appartiennent à l'ordre des Coléoptères et à la famille des Carabidés (hors cicindèles). Cette famille compte environ un millier d'espèces en France parmi lesquelles 165 sont observées de façon régulière dans les paysages agricoles de la ZAA (Roger *et al.*, 2010). Quel que soit le trait fonctionnel étudié, la taille, la période de reproduction ou les capacités de dispersion par exemple, il existe une grande variabilité entre les différentes espèces de carabes, et parfois même entre individus d'une même espèce (Kotze *et al.*, 2011) (Figure A.1).

La taille des carabes varie dans la zone d'étude d'environ 3 mm pour des espèces telles que *Bembidion lampros* à 3 cm et plus pour certains carabes forestiers du genre *Carabus* (Roger *et al.*, 2010).

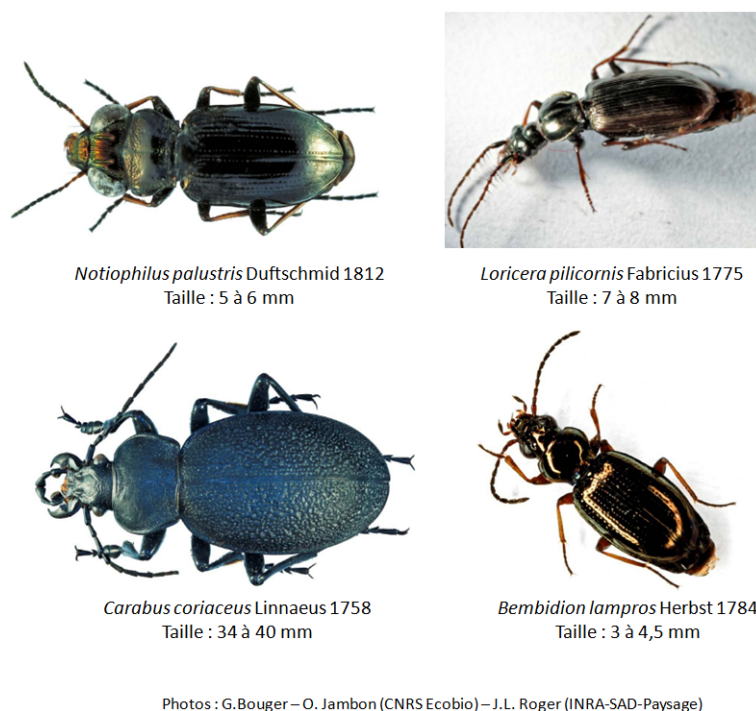


FIGURE A.1 – Quatre espèces de carabes illustrant la variabilité morphologique au sein de cette famille. Source : Roger *et al.* (2010)

Les carabes pondent leurs oeufs dans le sol. Après éclosion, le développement s'effectue dans le sol et comprend deux ou trois stades larvaires puis un stade nymphal avant le stade adulte (*imago*). Les adultes vivent à la surface. Certaines espèces se reproduisent à la fin de l'été ou à l'automne et hibernent principalement en tant que larves, comme *Carabus problematicus* par exemple, tandis que d'autres hibernent au stade adulte et ne se reproduisent qu'au printemps, comme *Bembidion lampros* (Purvis et Fadl, 2002; Ribera *et al.*, 2001). Les principales périodes d'activité des carabes ont lieu au printemps et à la fin de l'été (Kamenova, 2013). En milieu agricole, la ponte et l'hibernation ont lieu

dans le sol des bordures de parcelles ou directement dans les parcelles selon les espèces. En fonction de leurs capacités de dispersion, les carabes se reproduisant dans les bordures de parcelles pourront plus ou moins coloniser les parcelles cultivées (Thomas *et al.*, 2002). Les capacités de dispersion dépendent notamment du système alaire. On distingue des espèces sans ailes ou aptères, des espèces aux ailes développées ou macroptères et des espèces au sein desquelles on rencontre les deux formes. Néanmoins, certaines espèces macroptères sont inaptes au vol (Kotze *et al.*, 2011). Des espèces forestières et aptères telles qu'*Abax parallelepipedus* se déplacent entre différentes taches de forêts en utilisant les haies bocagères comme des corridors écologiques (Petit et Burel, 1998). Cela en fait d'intéressants bio-indicateurs de la connectivité écologique.

Parmi les carabes, certaines espèces sont granivores, notamment au sein des genres *Amara* et *Harpalus*. D'autres sont des prédatrices généralistes et consomment, entre autres, des limaces et des pucerons. Enfin, des espèces telles que *Notiophilus palustris* ou *Loricera pilicornis* sont spécialistes des collemboles (Cole *et al.*, 2002). Par conséquent, en milieu agricole, certaines espèces jouent le rôle d'auxiliaires des cultures en consommant des organismes ravageurs ou des graines de plantes adventices (Kromp, 1999).

## B. La diversité $\beta$

### B.1 Définition et principe de la diversité $\beta$

À l'échelle d'un paysage, la diversité  $\gamma$  représente le nombre total d'espèces présentes en différents sites. La richesse spécifique au niveau de chaque site constitue la diversité  $\alpha$ . Il y a donc autant de valeurs de diversité  $\alpha$  que de sites considérés dans le paysage étudié. Néanmoins, la composition des assemblages d'espèces des différents sites n'est pas nécessairement la même partout et la diversité  $\beta$  représente cette dissimilarité de composition spécifique. Le concept de diversité  $\beta$  a été utilisé la première fois par Whittaker (1960) qui la définissait comme :

*the extent of change of community composition, or degree of community differentiation, in relation to a gradient of environment, or a pattern of environments, which may be designated secondary or "beta" diversity*

Cette définition a par la suite été reprise et déclinée. La diversité  $\beta$  désigne dans son sens large la dissimilarité de composition spécifique entre plusieurs assemblages d'espèces. L'étude de la diversité  $\beta$ , à partir de données de présence-absence, apporte des informations complémentaires à celle de l'abondance et de la richesse spécifique (diversités  $\alpha$  ou  $\gamma$ ) dans le cadre de l'étude des processus écologiques.

Bien qu'elle soit le plus souvent calculée à un instant donné en étudiant les assemblages d'espèces de plusieurs sites, la diversité  $\beta$  peut également représenter les différences de composition spécifique entre des assemblages d'espèces présents sur le même site à des instants séparés dans le temps (Figure B.1). On parle alors de diversité  $\beta$  temporelle (Dornelas *et al.*, 2014; Magurran *et al.*, 2010). Il faut donc bien distinguer la diversité  $\beta$  spatiale de la diversité  $\beta$  temporelle, en particulier lorsque l'on étudie la dynamique spatio-temporelle des assemblages d'espèces. Par exemple, une diminution au cours du temps de la diversité  $\beta$  spatiale indique un processus d'homogénéisation biotique (McKinney et Lockwood, 1999), par lequel des assemblages d'espèces auparavant différents ont des compositions spécifiques de plus en plus similaires (Magurran *et al.*, 2015). Au contraire, une diminution de la diversité  $\beta$  temporelle au cours du temps indique une diminution de la variabilité inter annuelle de la composition spécifique, i.e. une plus grande *persistence* des assemblages d'espèces (Blanc, 2000).



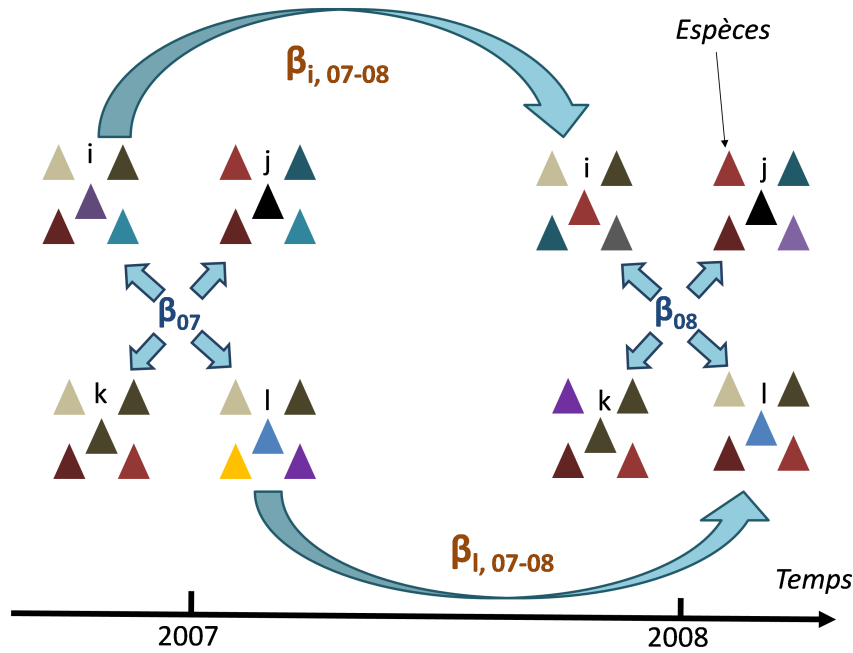


FIGURE B.1 – Comparaison de la diversité  $\beta$  spatiale et de la diversité  $\beta$  temporelle.  $i, j$  et  $k$  sont quatre sites différents au niveau desquels on étudie la composition spécifique en 2007 et 2008.  $\beta_{07}$  est la diversité  $\beta$  spatiale entre les différents sites en 2007 et  $\beta_{i,07-08}$  est la diversité  $\beta$  temporelle mesurée entre 2007 et 2008 au niveau du site  $i$ .

## B.2 Indices développés pour l'évaluer

La première méthode de calcul de la diversité  $\beta$  proposée par Whittaker (1960) était :

$$\beta = \frac{\gamma}{\alpha}$$

Elle consiste en une partition multiplicative de la diversité  $\gamma$  et se calcule pour chaque site. Bien d'autres méthodes de calcul ont été proposées depuis. Pour comprendre ces méthodes de calcul, il faut introduire la terminologie employée. Soit deux assemblages d'espèces présents sur des sites  $i$  et  $j$ ,  $b$  est le nombre d'espèces présentes uniquement sur le site  $i$  et  $c$  celles présentes uniquement sur le site  $j$ .  $a$  est le nombre d'espèces communes aux deux sites. Ainsi, le nombre  $n$  total d'espèces différentes dans ces deux sites est tel que :  $n = a + b + c$ .  $n$  représente la diversité  $\gamma$ . Soit  $n_i$  et  $n_j$  le nombre d'espèces différentes sur les sites  $i$  et  $j$ , alors la diversité  $\alpha$  moyenne vaut :

$$\bar{\alpha} = \frac{n_i + n_j}{2} = \frac{2a + b + c}{2}$$

Une partition additive de la diversité  $\gamma$  aboutit au calcul suivant de la diversité  $\beta$  (Tuomisto, 2010, in Podani et Schmera, 2011) :

$$\beta = \gamma - \bar{\alpha} = a + b + c - \frac{2a + b + c}{2} = \frac{b + c}{2}$$

Il apparaît ici que le numérateur vaut  $b + c$ , c'est à dire le nombre d'espèces qui sont uniques à chacun des deux sites comparés. Le dénominateur est différent selon les nombreux indices développés. Ainsi,

l'indice de dissimilarité de Sørensen (Koleff et Gaston, 2002; Sørensen, 1948) vaut :

$$\beta_{SOR} = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

L'indice de dissimilarité de Jaccard vaut quant à lui :

$$\beta_J = \frac{b + c}{a + b + c}$$

La différence entre  $\beta_{SOR}$  et  $\beta_J$  est donc uniquement liée à la valeur du dénominateur. Dans le cas de  $\beta_J$ , on divise le nombre d'espèces uniques par le nombre total d'espèces différentes, alors que dans le cas de  $\beta_{SOR}$ , on divise ce nombre par la somme du nombre d'espèces différentes en chaque site. L'interprétation des valeurs est donc différente. Si  $\beta_J$  vaut 0.4, on peut dire que 40% des espèces sont uniques à chaque site alors qu'une telle conclusion ne peut être faite si  $\beta_{SOR}$  vaut 0.4.

## B.3 Partition de la diversité $\beta$

### B.3.1 Principe

La diversité  $\beta$ , spatiale ou temporelle trouve son origine dans des différences entre assemblages d'espèces qui peuvent être liées : i) à la spécificité des espèces à chacun des assemblages, ou ii) au fait que certains assemblages sont des sous-ensembles d'assemblages plus riches en espèces. On peut partitionner la diversité  $\beta$  en plusieurs composantes additives de différentes façons : en composantes de *turnover* et d'imbrication (*nestedness*) (Baselga, 2010), ou de *turnover* et de différence de richesse spécifique (Podani et Schmera, 2011), entre autres. Le terme *turnover* est parfois utilisé pour désigner la diversité  $\beta$  dans son ensemble et non une de ses composantes seulement.

### B.3.2 Indices développés

Ici, j'évoquerai les indices présentés d'une part par Baselga (2010) et popularisés par la publication en ligne du package "betapart" (Baselga *et al.*, 2017) pour le logiciel R, et ceux présentés d'autre part par Podani et Schmera (2011). Ces indices ont fait l'objet d'études comparatives (Baselga et Leprieur, 2015; Carvalho *et al.*, 2012) et suscitent un certain débat scientifique.

#### Indices présentés par Baselga (2010)

Soit deux assemblages d'espèces de composition différente ( $b > 0$ ;  $c > 0$ ) et de richesse spécifique différente ( $b \neq c$ ). Les indices présentés par Baselga (2010) permettent la partition de l'indice de Sørensen en une composante liée au remplacement d'espèces ou *turnover* et une autre liée au fait que l'assemblage le moins riche puisse être imbriqué dans le plus riche.

La composante de *turnover* est mesurée par l'indice de Simpson  $\beta_{SIM}$  (Lennon *et al.*, 2001, in Baselga et Leprieur, 2015) :

$$\beta_{SIM} = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$$

Il s'agit du rapport entre le nombre d'espèces spécifiques au site le moins riche en espèces et le nombre total d'espèces au niveau de ce site.

La composante de *nestedness* s'obtient alors par différence entre  $\beta_{SOR}$  et  $\beta_{SIM}$  :

$$\beta_{NES} = \beta_{SOR} - \beta_{SIM} = \frac{b+c}{2a+b+c} - \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)} = \frac{|b-c|}{2a+b+c} \times \frac{a}{a+\min(b,c)}$$

La composante de *nestedness* correspond au produit du rapport entre la différence de richesse spécifique et la somme des richesses spécifiques (premier terme) par la proportion d'espèces dans le site le plus pauvre qui est imbriquée (*nested*) dans le site le plus riche (second terme).

Chaque indice doit être interprété de façon différente car le dénominateur n'est jamais équivalent. Comme  $\beta_{SIM}$  mesure le *turnover* par rapport au site le moins riche en espèces et non pas par rapport au nombre total d'espèces, cet indice a tendance à surestimer cette composante (Carvalho *et al.*, 2012).

### Indices présentés par Podani et Schmera (2011)

Les indices présentés par Podani et Schmera (2011) permettent une partition additive de l'indice de Jaccard en une composante liée au remplacement d'espèces ou *turnover* et une autre liée au fait qu'il peut y avoir des différences de richesse spécifique entre les assemblages (Figure B.2).

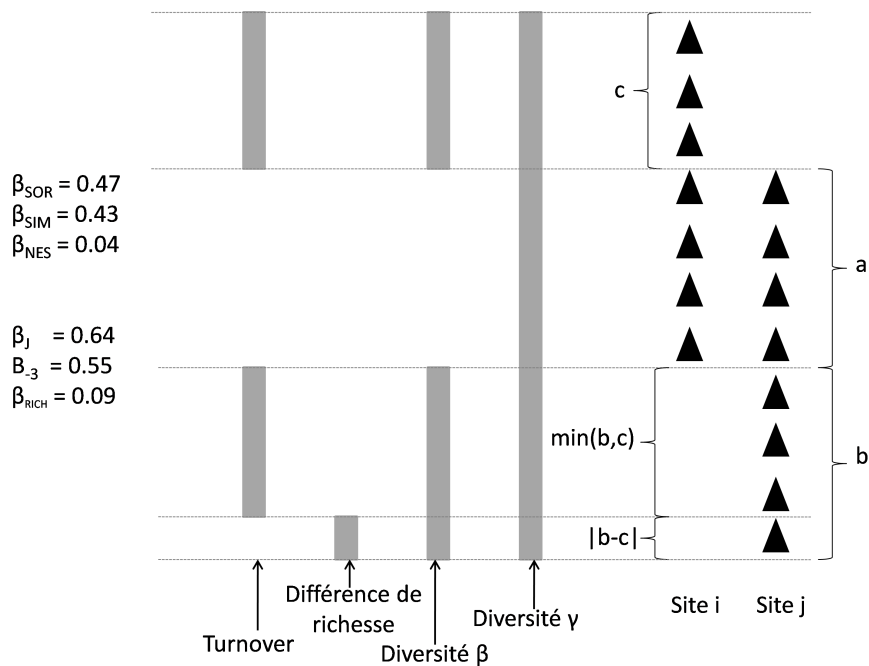


FIGURE B.2 – Principe de la partition de la diversité  $\beta$  et exemple numérique. Inspiré de Podani et Schmera (2011)

La composante de *turnover* est mesurée par l'indice de Williams  $\beta_{-3}$  (Williams, 1996, in Baselga et Leprieur, 2015) :

$$\beta_{-3} = \frac{2 \times \min(b,c)}{a+b+c}$$

Il s'agit du rapport entre le nombre de substitution d'espèces entre sites et le nombre total d'espèces au niveau des deux sites. La multiplication de  $\min(b,c)$  par 2 rend compte du fait qu'à chaque substitution 2 espèces sont impliquées. Cela n'était pas pris en compte par  $\beta_{SIM}$  dans lequel le numérateur était simplement  $\min(b,c)$ .

La composante liée à la différence de richesse spécifique  $\beta_{RICH}$  s'obtient par différence entre  $\beta_J$  et  $\beta_{-3}$  :

$$\beta_{RICH} = \beta_J - \beta_{-3} = \frac{b+c}{a+b+c} - \frac{2 \times \min(b,c)}{a+b+c} = \frac{|b-c|}{a+b+c}$$

Elle correspond simplement au rapport entre la différence de richesse spécifique entre les deux sites et le nombre total d'espèces.

Néanmoins, contrairement à  $\beta_{SIM}$ ,  $\beta_{-3}$  est mathématiquement contrainte par la différence de richesse spécifique  $|b-c|$  (Baselga et Leprieur, 2015) alors que cette composante est censée représenter le remplacement d'espèces uniquement. En effet, si on la transforme en un indice de similarité et non de dissimilarité, on obtient :

$$1 - \beta_{-3} = \frac{a+b+c}{a+b+c} - \frac{2 \times \min(b,c)}{a+b+c} = \frac{a+|b-c|}{a+b+c}$$

En faisant la même transformation avec  $\beta_{SIM}$ , on obtient :

$$1 - \beta_{SIM} = \frac{a + \min(b,c)}{a + \min(b,c)} - \frac{\min(b,c)}{a + \min(b,c)} = \frac{a}{a + \min(b,c)}$$

qui ne dépend pas la différence de richesse spécifique  $|b-c|$ .

Les deux jeux d'indices ici présentés se comportent différemment en réponse aux variations des valeurs de a, b et c. Par exemple, lorsque  $a = 0$ , i.e. aucune espèce présente sur un site n'est présente sur l'autre, alors  $\beta_{SIM}$  vaut 1 quelles que soient les différences de richesse spécifique entre les sites. Le *turnover* est donc perçu comme seul facteur de la diversité  $\beta$  dans ce cas, même s'il y a beaucoup plus d'espèces dans un site que dans l'autre. Il ne s'agit pas là d'un biais de l'indice. Cela est lié au choix de rendre cet indice indépendant des différences de richesse spécifique entre sites. L'indice ne reflète que les variations liées au remplacement d'espèces (*turnover*).

Les deux jeux d'indices sont tout aussi "valides" l'un que l'autre mais il faut faire attention lors de l'interprétation des valeurs qu'ils prennent. En particulier, si aucune attention n'est portée sur le fait que  $\beta_{SIM}$  surestime la composante de *turnover*, cela peut conduire à des conclusions opposées lors de l'interprétation des processus écologiques. Avec un même jeu de données, Carvalho *et al.* (2012) ont obtenu des résultats en apparence contradictoires :  $\beta_{SIM} > \beta_{NES}$  et  $\beta_{-3} < \beta_{RICH}$ . Cela a pu influencer les conclusions de nombreux travaux de recherche. Les travaux de Baselga et Leprieur (2015), Carvalho *et al.* (2012) et Podani et Schmera (2011) permettent de comprendre en détail ce que ces indices reflètent.

## B.4 Autres indices de diversité $\beta$

Je ne peux revenir ici sur toutes les méthodes existantes d'évaluation de la diversité  $\beta$ . Néanmoins, je signalerais l'existence d'indices de diversité  $\beta$  tenant compte des différences d'effectifs de chacune des espèces et nécessitant donc des données d'abondance (Baselga, 2013b). Ils se rapprochent ainsi des indices d'équitabilité.

D'autre part, des indices ont été développés pour tenir compte des dissimilarités de composition

entre plus de deux sites. Il est assez courant de calculer la moyenne des indices de diversité  $\beta$  calculés pour chacune des paires de sites lorsqu'il y en a plus de deux. Mais, cette méthode ne permet pas de tenir compte de la cooccurrence d'espèces en plus de deux sites différents (Baselga, 2013a). C'est pour cette raison que des indices de diversité  $\beta$  multi-sites ont été développés (Baselga, 2013a).

## B.5 Choix relatifs à l'évaluation de la diversité $\beta$ réalisée dans le cadre de cette étude

Dans le cadre de cette étude reposant sur l'analyse de données spatio-temporelles, j'ai formulé deux hypothèses de recherche concernant la dissimilarité de composition spécifique entre les assemblages d'espèces de carabes des bordures de parcelles.

Premièrement, je m'attendais à ce que l'homogénéisation du paysage et de la gestion des bordures au cours du temps ait rendu les assemblages d'espèces plus homogènes. Pour décrire l'évolution de l'hétérogénéité des assemblages d'espèces des différentes bordures au cours du temps, j'ai calculé chaque année la diversité  $\beta$  comme la moyenne de l'indice de dissimilarité de Sørensen calculé entre une bordure et chacune des autres bordures de parcelles. J'ai cherché un lien entre cette variable et des variables caractérisant chaque année l'hétérogénéité du paysage et de la gestion des bordures. Ce mode de calcul de la diversité  $\beta$  m'a permis de caractériser chaque année la similarité de l'assemblage d'espèces de chaque bordure à ceux des autres bordures. L'utilisation d'un indice de diversité  $\beta$  multi-sites n'aurait pas permis de calculer une valeur par bordure et par année et n'était donc pas appropriée. Les résultats auraient été équivalents si j'avais choisi l'indice de dissimilarité de Jaccard car seul le dénominateur est différent.

Deuxièmement, je m'attendais à ce que l'homogénéisation du paysage et de la gestion des bordures au cours du temps ait entraîné une modification de la composition spécifique des assemblages d'espèces des bordures. Dans ce cas, je m'attendais à ce que les assemblages d'espèces présents sur le même site à des dates de plus en plus éloignées soient de plus en plus différents. De plus, je m'attendais à ce que ce soit un phénomène de *turnover* temporel qui provoque cela. J'ai donc calculé la diversité  $\beta$  temporelle et sa composante de *turnover* entre 2007 et chacune des années suivantes pour chaque bordure. Selon cette hypothèse, la diversité  $\beta$  temporelle devait augmenter au cours du temps et la composante de *turnover* devait être prédominante. J'ai utilisé les indices  $\beta_{SOR}$  et  $\beta_{SIM}$  calculés à l'aide du package "betapart", car  $\beta_{SIM}$  est indépendant des différences de richesse spécifique.

# C. Présentation détaillée de l'analyse triadique partielle (ATP)

## C.1 Objectif de l'analyse triadique partielle (ATP)

L'analyse triadique partielle (ATP) est une méthode d'analyse de  $k$  tableaux de la famille des méthodes STATIS (Blanc *et al.*, 1998), introduite par Thioulouse et Chessel (1987). L'adjectif *triadique* est lié à l'application de cette analyse à des données tridimensionnelles, i.e. à des *cubes* de données. En écologie par exemple, il s'agit typiquement de données issues de relevés concernant plusieurs variables environnementales, ou espèces, réalisés en plusieurs sites et de façon répétée dans le temps. Les variables, l'espace et le temps constituent alors trois dimensions. Il existe une méthode d'analyse triadique nommée *Three-mode principal component analysis* (Kroonenberg, 1983), aussi appelée "analyse triadique" en français. Elle permet de traiter des données tridimensionnelles. Cependant, contrairement à l'ATP, elle ne sépare pas ces données en une série de tableaux à double-entrée. C'est pour cela que l'adjectif *partielle* a été donné à l'ATP. La différence entre l'ATP et les autres méthodes STATIS est que l'ATP s'applique à des cubes de données équilibrés, i.e. que les  $k$  tableaux analysés ont le même nombre de lignes et de colonnes. Dans le cas contraire, il est possible d'utiliser la méthode STATIS classique, aussi nommée STATIS sur les opérateurs.

L'ATP permet d'identifier au sein d'une série de tableaux à double-entrée une structure moyenne, appelée *compromis*, et de comparer ensuite les tableaux entre eux en se basant sur leur similarité avec ce compromis. Selon l'objectif poursuivi, les données pourront être organisées de façon différente. En effet, un *cube* de données peut se regarder selon plusieurs *faces*. Par exemple, on peut réaliser autant de tableaux que d'années et disposer les variables en colonnes et les sites en lignes (choix fait dans cette étude); mais on peut aussi réaliser autant de tableaux que de sites et disposer les variables en colonnes et les années en lignes. Dans le premier cas, on étudie la façon dont les différences entre sites évoluent au cours du temps. Dans le second, on étudie la façon dont la trajectoire d'évolution temporelle se reproduit en plusieurs sites.

## C.2 Mise en œuvre de l'ATP

Une fois le choix d'organisation des données fait en accord avec les objectifs du travail d'analyse, l'ATP peut être mise en œuvre. Elle se réalise en plusieurs étapes (Figure 2.4).

### C.2.1 Étape d'interstructure et calcul du compromis

Dans un premier temps, il faut rechercher une structure moyenne ou compromis au sein des  $k$  tableaux. Pour cela, les différences et relations entre les différents tableaux sont analysées. De la même

manière qu'il est possible d'étudier le lien entre plusieurs variables en calculant un coefficient de corrélation entre ces variables, le lien entre plusieurs tableaux peut être évalué en calculant des coefficients de corrélation entre tableaux.

En considérant la définition du schéma de dualité introduite par Escoufier (1987), on peut définir pour chacun des  $k$  tableaux analysés un triplet statistique  $(X_k, D_p, D_n)$ .  $D_p$  est la matrice diagonale du poids des  $p$  colonnes et  $D_n$  la matrice diagonale du poids des  $n$  lignes. On définit ainsi la covariance vectorielle  $Covv$  (Escoufier, 1973) :

$$Covv(X_k, X_l) = Trace(X_k^t D_n X_l D_p) = Trace(X_l^t D_n X_k D_p)$$

avec  $X_k^t$  la matrice transposée de  $X_k$  et  $Trace(X)$  la somme des termes diagonaux de la matrice  $X$ .

A partir de la même formule, on peut calculer la variance vectorielle d'un tableau  $Vav$  :

$$Vav(X_k) = Trace(X_k^t D_n X_k D_p)$$

Enfin, on calcule un coefficient de corrélation vectorielle  $RV$  entre deux tableaux :

$$RV(X_k, X_l) = \frac{Covv(X_k, X_l)}{\sqrt{Vav(X_k)} \times \sqrt{Vav(X_l)}} = \frac{\sum_{i=1}^p cor(X_k^i, X_l^i)}{p}$$

Le coefficient  $RV$  est égal dans le cadre de l'ATP à la moyenne des corrélations entre chacune des paires de variables identiques dans chacun des deux tableaux (Bertrand et Maumy, 2014).

La matrice des  $RV$  est calculée à partir de chaque paire de  $k$  tableaux. Il s'agit donc d'une matrice carrée à  $k$  lignes et  $k$  colonnes. Ensuite, cette matrice est diagonalisée lors de l'étape dite d'*interstructure*. On peut aussi diagonaliser la matrice des covariances vectorielles dans le cadre d'une ATP (Blanc *et al.*, 1998). La diagonalisation de la matrice permet de calculer des vecteurs propres et leurs valeurs propres associées.

Rappelons que lors d'une ACP, la matrice des variances-covariances entre les variables d'un même tableau est diagonalisée. Les vecteurs propres alors calculés permettent de constituer de nouvelles bases dans lesquelles exprimer le tableau initial de façon à visualiser au mieux la variabilité (ou inertie) des données. Les valeurs propres associées à chaque vecteur propre reflètent en quelque sorte la part d'inertie que chaque vecteur propre représente.

Ici, le principe est donc similaire sauf que c'est la matrice des  $RV$  qui est diagonalisée. La composante du premier vecteur propre associée à chaque tableau permet de calculer le poids  $a_k$  attribué à chaque tableau dans l'analyse, tel que :

$$\sum_{k=1}^K a_k^2 = 1$$

Il est important de s'assurer à ce stade que les composantes du vecteur propre associées à chacun des  $k$  tableaux sont de même signe. En effet, si ce n'est pas le cas, cela signifie qu'il n'existe pas réellement de structure moyenne ou qu'elle est difficile à interpréter. Dans ce cas, il faut utiliser la méthode STATIS

classique ou remettre en cause la pertinence de l'analyse en question (Blanc, 2000).

Le tableau reflétant la structure moyenne, ou tableau compromis, est calculé en faisant la somme de chacun des  $k$  tableaux pondérée par leurs poids  $a_k$  :

$$X = \sum_{k=1}^K a_k \times X_k$$

La valeur propre associée au premier vecteur propre issu de la diagonalisation de la matrice  $RV$  représente l'inertie associée au tableau compromis (simplement appelé "compromis" par la suite).

Il est possible de projeter chacun des  $k$  tableaux sur le plan factoriel constitué par les deux premiers vecteurs propres. Ils doivent, en théorie, être tous du même côté sur le premier axe. Cette projection permet de visualiser les relations entre les tableaux. Plus un tableau a une position extrême sur le 1<sup>er</sup> axe, plus il a de poids dans le calcul du compromis.

### C.2.2 Analyse du compromis

L'étape suivante consiste à analyser le compromis par ACP. Cela permet de visualiser la typologie commune aux  $k$  tableaux. Pour cela, les individus (lignes) et les variables (colonnes) sont projetés sur les composantes principales calculées.

### C.2.3 Analyse de la reproductibilité du compromis

Enfin, la dernière étape consiste à analyser la reproductibilité du compromis. Pour cela, les individus (lignes) ou les variables (colonnes) de chaque tableau-année sont projetés sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel obtenu lors de l'analyse du compromis. Leurs coordonnées sont calculées de la même manière que celles d'individus ou de variables supplémentaires dans le cadre d'une ACP.

Dans le cas où l'ATP est réalisée à partir de  $k$  tableaux-années comportant différents sites en lignes, cette étape permet de voir la façon dont la structure spatiale a évolué au cours du temps et quelles sont les variables qui, au cours du temps, ont permis de distinguer les sites entre eux. Elle permet donc de visualiser et comprendre l'évolution de l'hétérogénéité spatiale.

De nombreux graphiques peuvent être réalisés à partir des résultats d'une ATP pour faciliter son interprétation. Dans le cadre de cette étude, j'ai réalisé l'ATP à partir de 6 tableaux-années comportant les métriques paysagères (calculées à 50 ou à 500 m autour des bordures de parcelles) ou les variables décrivant les pratiques de gestion des bordures de parcelles en colonnes et les 30 bordures en lignes. Pour interpréter les 3 ATP réalisées, j'ai représenté graphiquement :

- La projection des  $k$  tableaux sur les axes issus de la diagonalisation de la matrice  $RV$  pour vérifier l'existence du compromis et visualiser les liens entre les tableaux.
- La projection des lignes (bordures) du compromis sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du compromis pour visualiser la typologie moyenne des différentes bordures.
- La projection des colonnes (variables) du compromis sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du compromis pour visualiser la typologie moyenne des différentes variables permettant de



structurer les données.

- L'évolution des coordonnées de la projection des bordures de chaque tableau-année sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du compromis en fonction de l'année. Cela a permis de suivre l'évolution du contexte paysager ou de la gestion au cours du temps. Ce type de représentation a été inspiré par Rossi *et al.* (2014).
- L'évolution des coordonnées de la projection des variables de chaque tableau-année sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du compromis en fonction de l'année. Cela a permis de suivre la façon dont les variables permettaient de structurer les bordures au cours du temps.
- L'évolution de la différence de coordonnées de la projection des bordures de chaque tableau-année sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du compromis par rapport à 2007. Cela a permis de suivre la trajectoire de chaque bordure en termes de contexte paysager ou de gestion durant la période d'étude.

### C.3 Choix relatifs aux ATP réalisées dans le cadre de cette étude

J'avais initialement pensé réaliser deux ATP dans chaque cas en organisant les données : i) en 6 tableaux-années à 30 lignes-bordures et ii) en 30 tableaux-bordures à 6 lignes-années. Cela aurait permis d'analyser : i) l'évolution temporelle de l'hétérogénéité spatiale entre bordures et ii) l'hétérogénéité spatiale de la trajectoire temporelle de chaque bordure, comme dans l'étude de Ernoult *et al.* (2006) et d'autres études utilisant l'ATP. Le but principal était : i) de trouver un lien entre l'évolution temporelle de l'hétérogénéité spatiale et l'évolution temporelle de la diversité  $\beta$  spatiale des assemblages d'espèces de carabes, ii) de trouver un lien entre la trajectoire temporelle de chaque bordure et la diversité  $\beta$  temporelle des assemblages d'espèces d'une même bordure.

Cependant, j'ai abandonné cette idée pour deux raisons. Premièrement, lors de l'ATP des 30 tableaux-bordures, certains tableaux avaient des poids négatifs en raison d'une très forte hétérogénéité entre bordures, rendant difficile l'identification d'une structure compromis et l'interprétation des résultats d'une telle analyse. J'aurais pu utiliser la méthode STATIS classique mais l'absence de compromis lors de l'ATP m'a fait renoncer à utiliser une des méthodes de la famille STATIS, basées sur l'existence d'une structure compromis, car cela n'aurait pas été pertinent. Deuxièmement, la réalisation de 6 ATP dans le cadre de cette étude, déjà complexe au vu du nombre d'analyses réalisées, aurait compliqué davantage l'interprétation des résultats.

J'ai donc finalement choisi de décrire la trajectoire temporelle des bordures en termes de contexte paysager ou de gestion en calculant les différences de coordonnées sur les deux premiers axes factoriels entre leur position en 2007 et celle des années successives. Un lien a été cherché entre ces trajectoires et la diversité  $\beta$  temporelle au niveau de chaque bordure.

Un tutoriel de présentation de la mise en œuvre de l'ATP à partir de métriques paysagères sur le logiciel R, à l'aide du package "ade4" (Thioulouse *et al.*, 1997) et des codes présentés par Bertrand et Maumy (2014) a été réalisé durant le stage.

## D. Corrélations entre métriques paysagères et entre variables décrivant les pratiques de gestion

a)	PROP_PR_50	PROP_CE_50	PROP_MA_50	PROP_FO_50	DENS_B_50	TMOY_P_50	DIV_50	LIN_H_50	VAR_DIV_50	VAR_PR_50	VAR_CE_50	VAR_MA_50	VAR_FO_50
PROP_PR_50	1.00	-0.52	-0.59	0.16	0.10	-0.23	0.05	0.03	-0.44	0.37	-0.06	-0.12	0.05
PROP_CE_50		1.00	-0.31	-0.20	-0.07	0.13	-0.07	0.06	0.27	-0.09	0.65	-0.57	-0.08
PROP_MA_50			1.00	-0.23	-0.16	0.24	-0.13	-0.06	0.24	-0.26	-0.52	0.66	-0.07
PROP_FO_50				1.00	0.04	-0.10	0.16	-0.28	-0.21	0.00	0.03	-0.03	0.39
DENS_B_50					1.00	-0.80	0.78	0.16	0.03	-0.04	0.05	-0.02	-0.07
TMOY_P_50						1.00	-0.73	-0.22	0.00	0.07	-0.08	0.04	0.02
DIV_50							1.00	0.21	0.01	-0.10	0.09	-0.04	-0.02
LIN_H_50								1.00	0.14	0.01	-0.02	0.01	-0.13
VAR_DIV_50									1.00	-0.06	0.01	0.03	-0.11
VAR_PR_50										1.00	-0.16	-0.32	-0.03
VAR_CE_50											1.00	-0.85	-0.02
VAR_MA_50												1.00	0.01
VAR_FO_50													1.00

b)	PROP_PR_500	PROP_CE_500	PROP_MA_500	PROP_FO_500	DENS_B_500	TMOY_P_500	DIV_500	LIN_H_500	VAR_DIV_500	VAR_PR_500	VAR_CE_500	VAR_MA_500	VAR_FO_500
PROP_PR_500	1.00	-0.81	-0.72	0.72	0.60	-0.49	0.15	0.72	-0.76	0.39	-0.29	0.07	-0.15
PROP_CE_500		1.00	0.21	-0.63	-0.66	0.60	-0.34	-0.67	0.70	-0.16	0.64	-0.52	0.30
PROP_MA_500			1.00	-0.54	-0.31	0.15	-0.05	-0.46	0.50	-0.42	-0.27	0.50	-0.08
PROP_FO_500				1.00	0.74	-0.41	0.35	0.89	-0.68	0.21	-0.24	0.11	-0.29
DENS_B_500					1.00	-0.60	0.55	0.79	-0.59	0.00	-0.24	0.23	-0.39
TMOY_P_500						1.00	-0.55	-0.44	0.40	-0.10	0.31	-0.24	0.08
DIV_500							1.00	0.30	-0.27	-0.10	-0.16	0.15	-0.19
LIN_H_500								1.00	-0.62	0.18	-0.25	0.14	-0.36
VAR_DIV_500									1.00	-0.26	0.36	-0.18	0.22
VAR_PR_500										1.00	-0.19	-0.34	-0.04
VAR_CE_500											1.00	-0.82	0.29
VAR_MA_500												1.00	-0.25
VAR_FO_500													1.00

c)	ABATT	ENT_ARBO	ENT_ARBU	PATU_PIET	FAUCHE_BROY	LABOUR	PROD_CHI	PIET
ABATT	1.00	0.39	0.20	0.10	-0.04	-0.02	0.03	-0.02
ENT_ARBO		1.00	0.24	0.15	0.09	-0.04	0.02	0.05
ENT_ARBU			1.00	-0.10	0.08	-0.03	0.33	-0.04
PATU_PIET				1.00	0.01	0.10	-0.08	0.38
FAUCHE_BROY					1.00	-0.04	0.06	-0.05
LABOUR						1.00	0.12	-0.02
PROD_CHI							1.00	0.03
PIET								1.00

TABLE D.1 – Corrélations entre les métriques paysagères à 50 m (a), entre les métriques paysagères à 500 m (b) et entre les variables décrivant les pratiques de gestion des bordures échantillonnées (c), calculées à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson. Les valeurs supérieures à  $|0.7|$  sont en gras. Pour le code des variables se référer à la table 2.6.

## E. Corrélations entre les variables synthétiques obtenues par ATP et les variables décrivant le contexte paysager ou les pratiques de gestion dans chaque réseau

TABLE E.1 – Coefficients de corrélation de Pearson entre toutes les variables décrivant le contexte paysager (50 et 500 m) ou les pratiques de gestion des bordures échantillonnées et les coordonnées (C1\_X, C2\_X) ou trajectoires (DC1\_X, DC2\_X) de la projection des bordures de chaque tableau-année sur les axes créés lors de l'ATP. La corrélation est calculée dans chaque réseau séparément à partir de 60 (C1\_X, C2\_X) ou 50 (DC1\_X, DC2\_X) couples de valeurs dans chaque cas. Seuls les coefficients dont la valeur absolue est supérieure à 0.6 sont présentés (en gras si  $> |0.7|$ ). Les variables créées dans les ATP sont en italique lorsqu'elles sont corrélées entre elles. Pour le code des variables, se référer à la table 2.6

Réseau	A	B	C
<i>C1_PA_500</i>	<b>PROP_PR_500 (0.81)</b>	<b>PROP_FO_500 (0.76)</b>	<b>DIV_500 (0.88)</b>
	VAR_PR_500 (0.65)	<b>DENS_B_50 (0.70)</b>	<i>C2_PA_500 (0.76)</i>
	PROP_MA_500 (-0.61)	PROP_PR_500 (0.61)	<b>PROP_PR_500 (0.72)</b>
		VAR_DIV_500 (-0.64)	<b>TMOY_P_500 (-0.83)</b>
	PROP_MA_500 (-0.68)	<b>PROP_CE_500 (-0.84)</b>	
<i>C2_PA_500</i>	<b>PROP_MA_500 (0.92)</b>	<b>PROP_MA_500 (0.90)</b>	<b>VAR_MA_500 (0.78)</b>
	VAR_MA_500 (0.66)	<b>VAR_MA_500 (0.78)</b>	<i>C1_PA_500 (0.76)</i>
	<b>VAR_PR_500 (-0.70)</b>	PROP_PR_500 (-0.65)	<b>PROP_MA_500 (0.76)</b>
	<b>PROP_PR_500 (-0.81)</b>	<b>VAR_PR_500 (-0.76)</b>	<b>DIV_500 (0.74)</b>
		<b>TMOY_P_500 (-0.72)</b>	
		<b>VAR_CE_500 (-0.75)</b>	
		<b>PROP_CE_500 (-0.85)</b>	
<i>C1_PA_50</i>	<b>PROP_PR_50 (0.72)</b>	<b>PROP_PR_50 (0.73)</b>	<b>PROP_PR_50 (0.90)</b>
	PROP_FO_50 (0.62)	<b>PROP_FO_50 (0.71)</b>	
	VAR_DIV_50 (-0.63)	PROP_MA_50 (-0.60)	
	<i>C2_PA_50 (-0.70)</i>	VAR_DIV_50 (-0.65)	
	<b>LIN_H_50 (-0.73)</b>		
<i>C2_PA_50</i>	<b>LIN_H_50 (0.87)</b>	<b>LIN_H_50 (0.90)</b>	<b>LIN_H_50 (0.72)</b>
	PROP_FO_50 (-0.62)	<b>LIN_H_500 (0.71)</b>	DIV_50 (0.67)
	<i>C1_PA_50 (-0.70)</i>	PROP_FO_500 (0.64)	<b>TMOY_P_50 (-0.71)</b>
	DENS_B_50 (0.61)		
<i>C1_GE</i>	<b>PATU_PIET (-0.99)</b>	<b>PATU_PIET (-0.95)</b>	<b>PATU_PIET (-0.88)</b>
<i>C2_GE</i>	<b>PROD_CHI (0.84)</b>	<b>ENT_ARBU (0.83)</b>	<b>PROD_CHI (0.83)</b>
	ENT_ARBO (0.63)	PROD_CHI (0.67)	
<i>DC1_PA_500</i>	<b>PROP_PR_500 (0.86)</b>	<b>PROP_PR_500 (0.68)</b>	<i>DC2_PA_500 (0.71)</i>
	DENS_B_500 (-0.61)	<b>VAR_DIV_500 (-0.77)</b>	PROP_PR_500 (0.66)
	VAR_DIV_500 (-0.66)		<b>DIV_500 (0.77)</b>

Coefficients de corrélation de Pearson entre toutes les variables décrivant le contexte paysager (50 et 500 m) ou les pratiques de gestion des bordures échantillonnées et les coordonnées (C1\_X, C2\_X) ou trajectoires (DC1\_X, DC2\_X) de la projection des bordures de chaque tableau-année sur les axes créés lors de l'ATP (suite).

Réseau	A	B	C
	DIV_500 (-0.68)		PROP_CE_500 (-0.74) TMOY_P_500 (-0.88)
<i>DC2_PA_500</i>	PROP_MA_500 (0.92)	VAR_MA_500 (0.82)	VAR_MA_500 (0.76)
	LIN_H_500 (0.65)	PROP_MA_500 (0.81)	PROP_MA_500 (0.74)
	VAR_MA_500 (0.61)	PROP_FO_500 (-0.61)	DC1_PA_500 (0.71)
	VAR_PR_500 (-0.65)	VAR_PR_500 (-0.65)	DIV_500 (0.69)
	PROP_PR_500 (-0.77)		TMOY_P_500 (-0.72) VAR_CE_500 (-0.73) PROP_CE_500 (-0.84)
<i>DC1_PA_50</i>		PROP_PR_50 (0.72) DC2_PA_50 (0.67)	DC2_PA_50 (0.80)
		VAR_DIV_50 (-0.70)	
<i>DC2_PA_50</i>		PROP_PR_50 (0.71) DC1_PA_50 (0.67)	DC1_PA_50 (0.80)
<i>DC1_GE</i>	PATU_PIET (-0.77)		PATU_PIET (-0.77)
<i>DC2_GE</i>	PROD_CHI (0.83)		

# F. Résultats des analyses triadiques partielles (ATP) - Compléments

## F.1 Analyse triadique partielle des métriques paysagères à 500 m

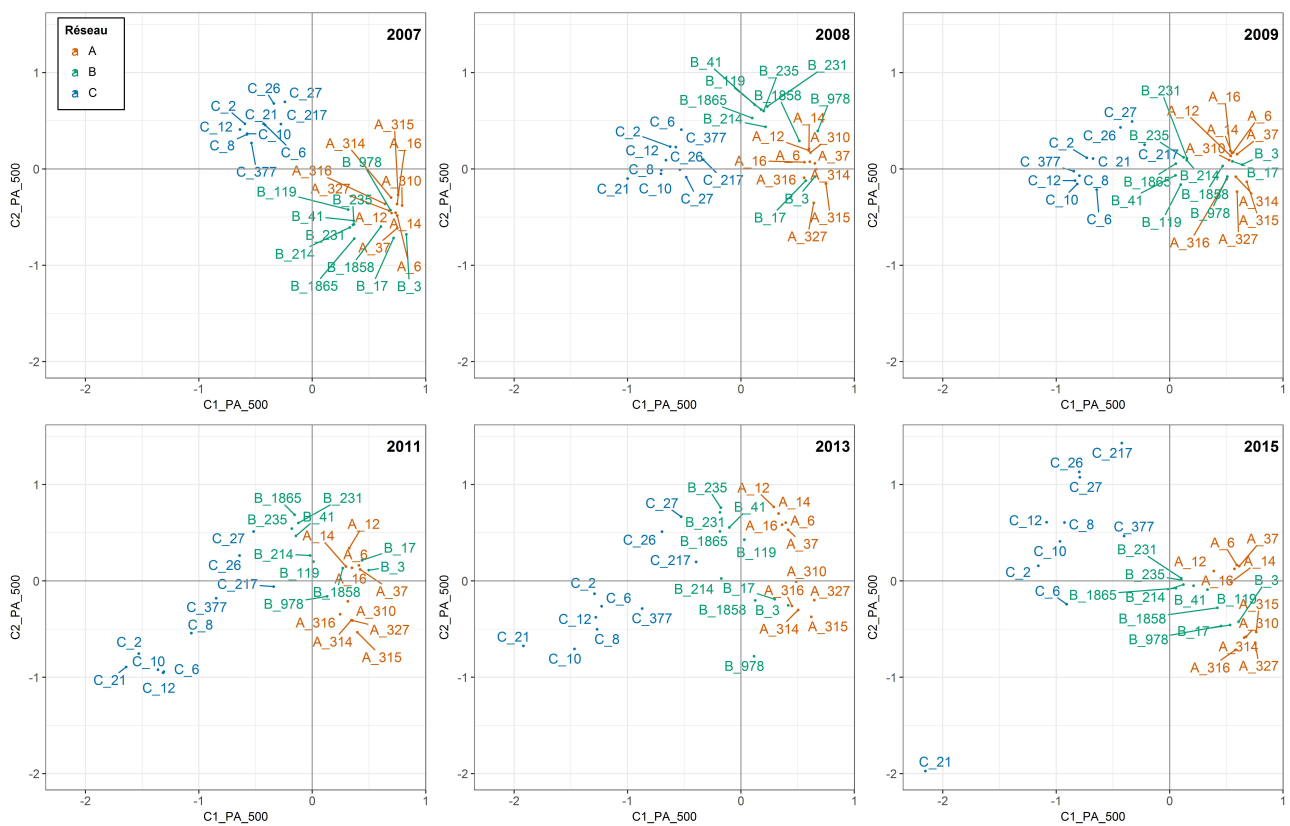


FIGURE F.1 – ATP des métriques paysagères à 500 m - Projection des bordures de chaque tableau-année sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel issu de l'ACP du tableau compromis.

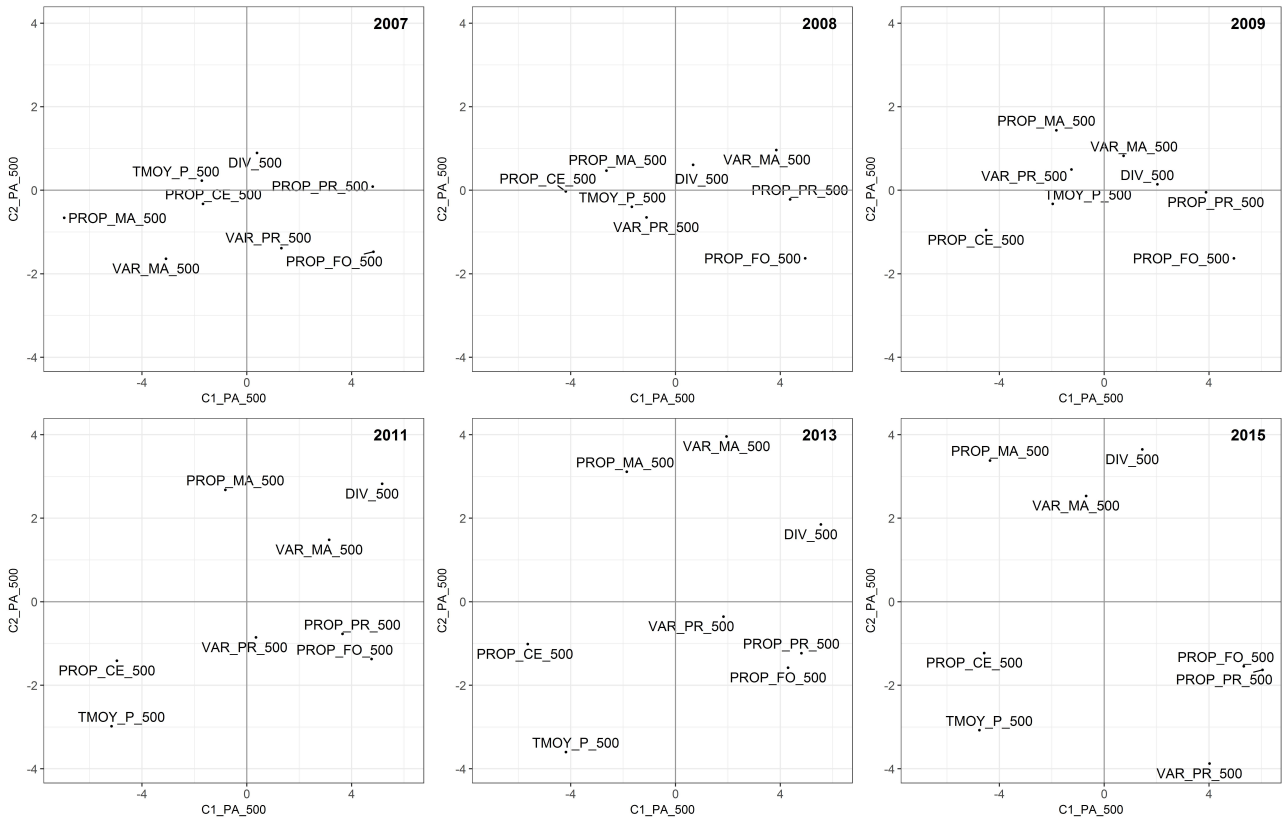


FIGURE F.2 – ATP des métriques paysagères à 500 m - Projection des variables de chaque tableau-année sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel. Pour le code des variables, se référer à la table 2.2.

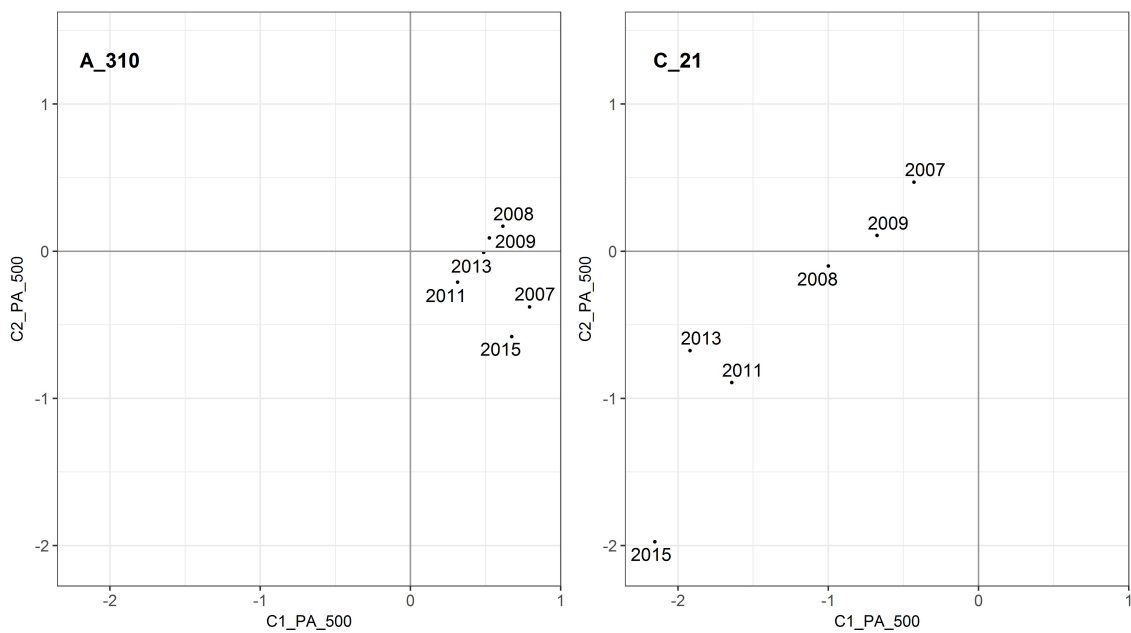


FIGURE F.3 – ATP des métriques paysagères à 500 m - Trajectoires de la projection des bordures A 310 et C 21 sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel.



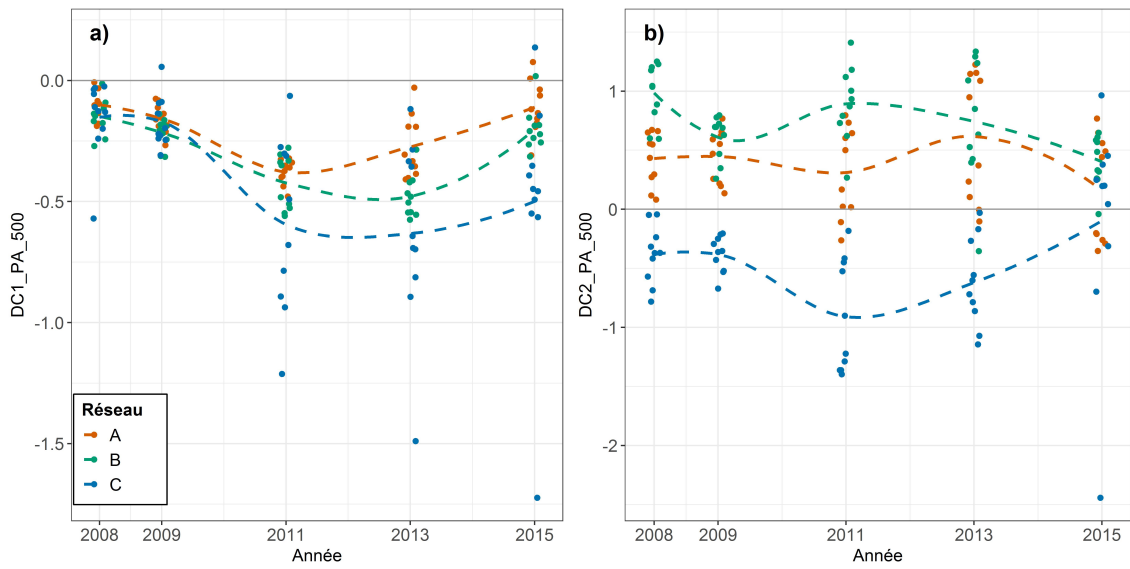


FIGURE F.4 – ATP des métriques paysagères à 500 m - Trajectoires sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel des bordures de chaque tableau-année (Axe 1 : a), Axe 2 : b)). Les droites en pointillés représentent la position "moyenne" des bordures (fonction *loess*) selon le réseau.

## F.2 Analyse triadique partielle des métriques paysagères à 50 m

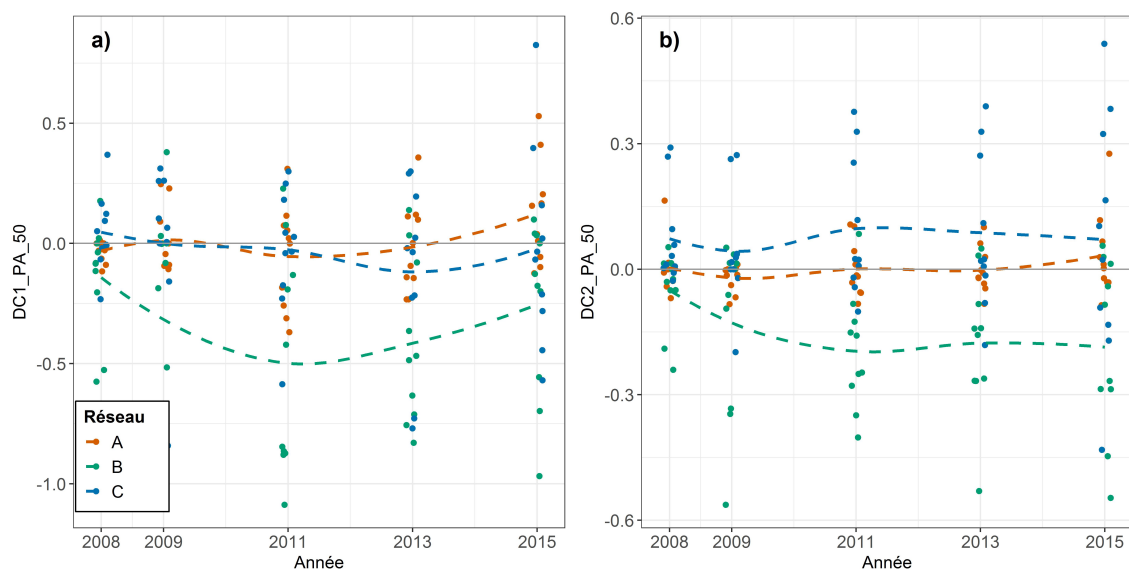


FIGURE F.5 – ATP des métriques paysagères à 50 m - Trajectoires sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel des bordures de chaque tableau-année (Axe 1 : a), Axe 2 : b)). Les droites en pointillés représentent la position "moyenne" des bordures (fonction *loess*) selon le réseau.

## F.3 Analyse triadique partielle des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures

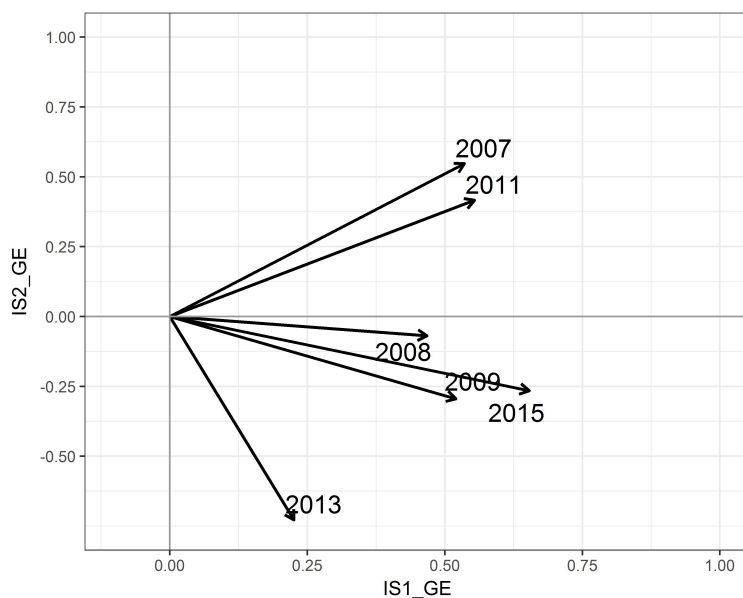


FIGURE F.6 – ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures - Projection des tableaux-années sur les deux premiers axes de l'interstructure (IS1\_GE et IS2\_GE).

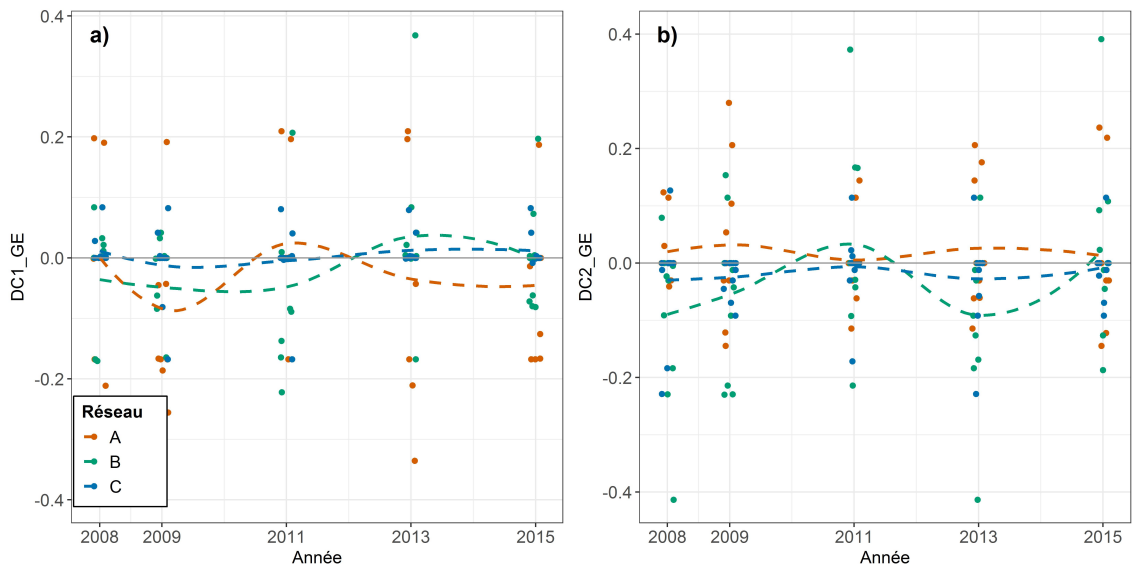


FIGURE F.7 – ATP des variables décrivant les pratiques de gestion des bordures - Trajectoires sur le 1<sup>er</sup> plan factoriel des bordures de chaque tableau-année (Axe 1 : a), Axe 2 : b)). Les droites en pointillés représentent la position "moyenne" des bordures (fonction *loess*) selon le réseau.

## G. Évolution de l'intensité de gestion des bordures échantillonnées

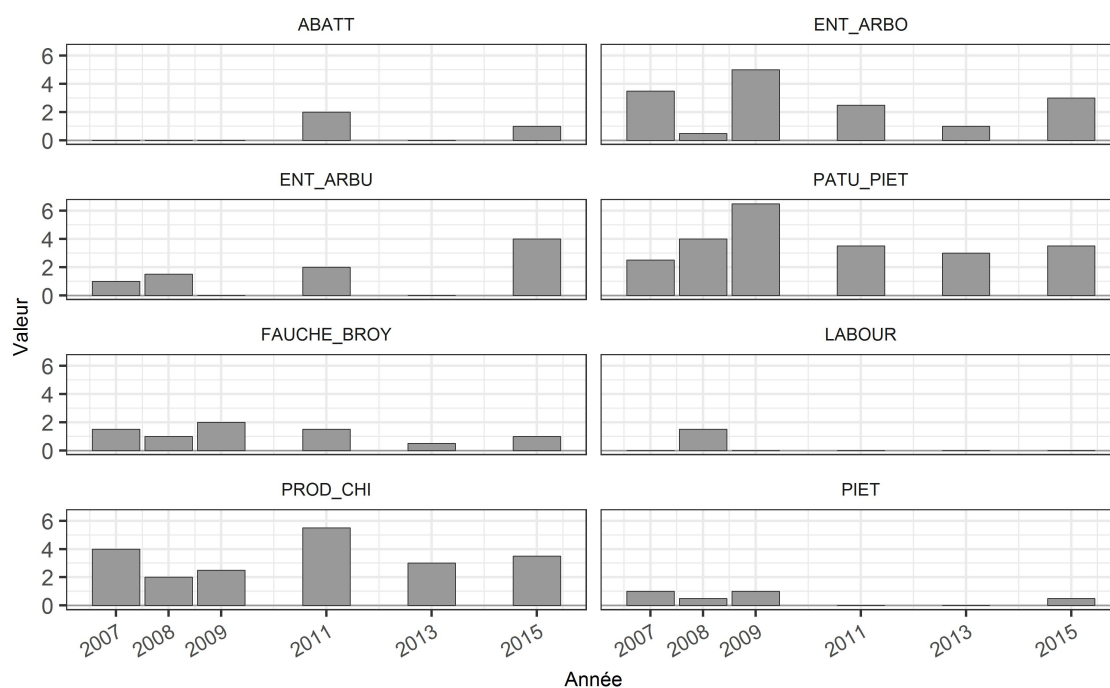


FIGURE G.1 – Évolution de l'intensité de gestion des bordures échantillonnées de 2007 à 2015. L'intensité correspond à la somme de toutes les valeurs (0, 0.5 ou 1) correspondant respectivement à l'absence, la présence sur un côté ou la présence sur la totalité de la bordure (Table 2.1). Seules les années durant lesquelles les assemblages d'espèces de carabes ont été piégés sont représentées.

## H. Évolution au cours du temps des variables décrivant les assemblages d'espèces - Compléments

TABLE H.1 – Nom scientifique, abréviation, classe de taille et activité-densité totale (toutes années confondues) des espèces de carabes piégées durant la période d'étude. Les espèces sont présentées par classe de taille croissante et par activité-densité décroissante.

Nom de l'espèce	Abréviation	Taille	Act.-dens.
<i>Bembidion lampros</i> (Herbst)	BELA	Très petit	3644
<i>Trechus quadristriatus</i> (Schrank)	TRQU	Très petit	1333
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid)	NOPA	Très petit	187
<i>Metabletus obscuroguttatus</i> (Duftschmid)	MEOB	Très petit	178
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linné)	BEQU	Très petit	143
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius)	NOBI	Très petit	104
<i>Asaphidion stierlini</i> (Heyden)	ASST	Très petit	78
<i>Notiophilus quadripunctatus</i> (Dejean)	NOQU	Très petit	76
<i>Acupalpus meridianus</i> (Linné)	ACME	Très petit	34
<i>Asaphidion flavipes</i> (Linné)	ASFL	Très petit	32
<i>Bembidion obtusum</i> (Serville)	BEOB	Très petit	31
<i>Dromius linearis</i> (Olivier)	DRLI	Très petit	25
<i>Notiophilus rufipes</i> (Curtis)	NORU	Très petit	17
<i>Bembidion biguttatum</i> (Fabricius)	BEBI	Très petit	10
<i>Microlestes minutulus</i> (Goeze)	MIMI	Très petit	7
<i>Badister sodalis</i>	BASO	Très petit	6
<i>Amblystomus niger</i> (Heer)	AMNI	Très petit	4
<i>Bembidion dentellum</i> (Thunberg)	BEDE	Très petit	4
<i>Microlestes maurus</i> (Sturm)	MIMA	Très petit	4
<i>Acupalpus dubius</i> (Schilsky)	ACDU	Très petit	3
<i>Bradycellus verbasci</i> (Duftschmid)	BRVE	Très petit	3
<i>Metabletus foveatus</i> (Fourcroy)	MEFO	Très petit	3
<i>Bembidion iricolor</i> (Bedel)	BEIR	Très petit	2
<i>Trechus rubens</i>	TRRU	Très petit	2
<i>Bembidion mannerheimi</i> (Sahlberg)	BEMA	Très petit	1
<i>Agonum dorsale</i> (Pontoppidan)	AGDO	Petit	2471
<i>Amara spp.</i>	AMAR	Petit	2138
<i>Bembidion tetracolum</i> (Say)	BETE	Petit	262
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius)	LOPI	Petit	258
<i>Agonum muelleri</i> (Herbst)	AGMU	Petit	252
<i>Brachynus sclopeta</i> (Fabricius)	BRSC	Petit	213
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer)	PTST	Petit	161

Nom scientifique, abréviation, classe de taille et activité-densité totale (toutes années confondues) des espèces de carabes piégées durant la période d'étude. Les espèces sont présentées par classe de taille croissante et par activité-densité décroissante (suite).

Nom de l'espèce	Abréviation	Taille	Act.-dens.
<i>Agonum groupe moestum</i>	AGMO	Petit	122
<i>Leistus ferrugineus</i> (Linné)	LEFE	Petit	111
<i>Synuchus nivalis</i> (Panzer)	SYNI	Petit	110
<i>Harpalus aeneus</i> (Fabricius)	HAAE	Petit	105
<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer)	PTVN	Petit	81
<i>Harpalus tardus</i> (Panzer)	HATA	Petit	71
<i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid)	HARU	Petit	57
<i>Badister bipustulatus</i> (Fabricius)	BABI	Petit	54
<i>Panagaeus bipustulatus</i> (Fabricius)	PABI	Petit	49
<i>Leistus fulvibarbis</i> (Dejean)	LEFU	Petit	30
<i>Harpalus rufibarbis</i> (Fabricius)	HARI	Petit	24
<i>Agonum obscurum</i> (Herbst)	AGOB	Petit	23
<i>Clivina fossor</i> (Linné)	CLFO	Petit	19
<i>Drypta dentata</i> (Rossi)	DRDE	Petit	14
<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer)	STPU	Petit	14
<i>Agonum albipes</i> (Fabricius)	AGRU	Petit	13
<i>Badister unipustulatus</i> (Bonelli)	BAUN	Petit	10
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linné)	CAME	Petit	8
<i>Olisthopus rotundatus</i> (Paykull)	OLRO	Petit	8
<i>Bembidion harpaloides</i> (Serville)	BEHA	Petit	7
<i>Demetrias atricapillus</i> (Linné)	DEAT	Petit	7
<i>Agonum nigrum</i> (Dejean)	AGNG	Petit	6
<i>Harpalus punctatulus</i> (Duftschmid)	HAPU	Petit	6
<i>Agonum assimile</i> (Paykull)	AGAS	Petit	5
<i>Oodes helopoïdes</i> (Fabricius)	OOHE	Petit	4
<i>Agonum viridicupreum</i>	AGVD	Petit	3
<i>Clivina collaris</i> (Herbst)	CLCO	Petit	3
<i>Agonum viduum</i> (Panzer)	AGVI	Petit	1
<i>Calathus piceus</i> (Marsham)	CAPI	Petit	1
<i>Stenolophus mixtus</i>	STMI	Petit	1
<i>Pterostichus madidus</i> (Fabricius)	PTMA	Moyen	7181
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger)	PTME	Moyen	3847
<i>Pterostichus cupreus</i> (Linné)	PTCU	Moyen	2616
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer)	HARF	Moyen	2455
<i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius)	NEBR	Moyen	746
<i>Nebria salina</i> (Fairmaire et Laboulbene)	NBSA	Moyen	305
<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)	PTVE	Moyen	195
<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius)	ANBI	Moyen	186
<i>Calathus fuscipes</i> (Goeze)	CAFU	Moyen	43
<i>Pterostichus nigrata</i> (Paykull)	PTNG	Moyen	39
<i>Chlaenius nigricornis</i> (Fabricius)	CHNI	Moyen	9
<i>Diachromus germanus</i> (Linné)	DIGE	Moyen	7
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Panzer)	PTAN	Moyen	3
<i>Pristonychus terricola</i>	PRTE	Moyen	1
<i>Pterostichus kugelanni</i> (Panzer)	PTKU	Moyen	1
<i>Abax parallelepipedus</i> (Piller et Mitterpacher)	ABPA	Grand	1263

Nom scientifique, abréviation, classe de taille et activité-densité totale (toutes années confondues) des espèces de carabes piégées durant la période d'étude. Les espèces sont présentées par classe de taille croissante et par activité-densité décroissante (suite).

Nom de l'espèce	Abréviation	Taille	Act.-dens.
<i>Carabus auratus</i> (Linné)	CAAU	Grand	1047
<i>Carabus violaceus ssp purpurascens</i> (Fabricius)	CAPU	Grand	835
<i>Carabus problematicus</i> (Herbst)	CAPR	Grand	640
<i>Carabus intricatus</i> (Linné)	CAIN	Grand	202
<i>Carabus nemoralis</i> (Müller)	CANE	Grand	112
<i>Carabus granulatus</i> (Linné)	CAGR	Grand	31
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller)	PTNI	Grand	22

Réseau	A		B		C	
	Valeur du test	p	Valeur du test	p	Valeur du test	p
<b>Richesse spécifique</b>	-1.83	n.s.	-2.32	*	-2.33	*
<b>Diversité <math>\beta</math> spatiale</b>						
<i>Indice de Sørensen - ensemble</i> <sup>1</sup>	∅	∅	1.96	n.s.	∅	∅
<i>Indice de Sørensen - par réseau</i>	-1.75	n.s.	2.28	*	-0.25	n.s.
<b>Diversité <math>\beta</math> temporelle</b>						
<i>Indice de Sørensen</i>	1.56	n.s.	2.41	*	2.17	*
<i>Indice de turnover</i>	0.88	n.s.	-0.21	n.s.	1.77	n.s.
<b>Activité-densité</b>						
<i>Toutes espèces confondues</i>	0.37	n.s.	-0.88	n.s.	-2.96	**
<i>Très petites espèces</i>	-6.15	***	-2.90	**	-3.85	***
<i>Petites espèces</i>	-0.20	n.s.	-1.22	n.s.	0.44	n.s.
<i>Espèces moyennes</i>	0.57	n.s.	-0.67	n.s.	-2.76	**
<i>Grandes espèces</i>	0.80	n.s.	2.68	**	0.40	n.s.

<sup>1</sup> Résultat concernant l'ensemble des bordures et non pas celles du réseau B uniquement.

TABLE H.2 – Résultats des modèles (linéaires mixtes ou linéaires mixtes généralisés) testant l'évolution des variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes en fonction de la variable quantitative "Année". \*\*\* p<0.001, \*\* p<0.01, \* p<0.05, n.s. non significatif. Pour le code des variables, se référer à la table 2.6.

# I. Effets des variables synthétiques issues des ATP sur les variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes - Compléments



Réseau	A			B			C				Tous réseaux	
	Diversité $\beta$ temporelle- Indice de Sørensen	Activité- densité - Très petites espèces	Diversité $\beta$ spatiale	Activité- densité - Petites espèces	Activité- densité - Grandes espèces	Diversité $\beta$ spatiale	Activité- densité - Totale	Activité- densité - Très petites espèces	Activité- densité - Espèces moyennes	Activité- densité - Grandes espèces	Diversité $\beta$ spatiale	
<i>Intercept</i>	0.45 ± 0.03***	-0.74 ± 0.19***	0.42 ± 0.01***	0.77 ± 0.12***	n.s.	0.38 ± 0.01***	2.70 ± 0.17***	1.13 ± 0.18***	1.83 ± 0.23***	-1.89 ± 0.45***	0.46 ± 0.01***	
<i>C1_PA_50</i>	-	-0.50 ± 0.18**	0.03 ± 0.01***	-0.49 ± 0.15**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0.03 ± 0.01**	
<i>C2_PA_50</i>	-	n.s.	n.s.	-0.48 ± 0.16**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
<i>C1_PA_500</i>	-	0.45 ± 0.15**	-0.02 ± 0.01**	n.s.	-0.36 ± 0.11**	n.s.	0.41 ± 0.07***	0.57 ± 0.10***	0.47 ± 0.11***	n.s.	n.s.	
<i>C2_PA_500<sup>1</sup></i>	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0.01 ± 0.01*	(0.25 ± 0.08**)	(0.34 ± 0.11**)	(0.30 ± 0.11**)	n.s.	n.s.	
<i>C1_GE</i>	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0.16 ± 0.06**	n.s.	-0.23 ± 0.09*	-0.27 ± 0.11*	n.s.	
<i>C2_GE</i>	-	n.s.	0.02 ± 0.01**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0.23 ± 0.11*	n.s.	n.s.	
<i>DC1_PA_50</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>DC2_PA_50</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>DC1_PA_500</i>	n.s.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>DC2_PA_500</i>	-0.04 ± 0.02*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>DC1_GE</i>	n.s.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>DC2_GE</i>	n.s.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

<sup>1</sup> Dans le réseau C, C2\_PA\_500 est corrélée à C1\_PA\_500. Lorsque ces deux variables ont de l'effet dans les modèles (incluses séparément), les valeurs associées à C2\_PA\_500 sont entre parenthèses.

TABLE I.1 – Effets des variables synthétiques issues des ATP sur les variables décrivant les assemblages d'espèces de carabes lors de la procédure de *model averaging* à partir des meilleurs modèles ( $\Delta AIC_c < 2$ ). Les variables explicatives avaient été centrées et réduites dans chaque réseau avant la réalisation des modèles. Seuls les modèles dans lesquels au moins une variable avait un effet significatif sont présentés. Pour le code des variables, se référer à la table 2.6.

